

*На правах рукописи*



**Кучеров Илья Борисович**

**ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ  
СВЕТЛОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ  
СРЕДНЕЙ И СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ**

**03.02.08 – «Экология (в биологии)»**

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Санкт-Петербург

2018

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук

Официальные оппоненты: **Крышень Александр Михайлович**, доктор биологических наук, Институт леса – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук», врио директора

**Огуреева Галина Николаевна**, доктор географических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова», профессор

**Ковязин Василий Федорович**, доктор биологических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский горный университет», профессор

Ведущая организация: Институт леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук»

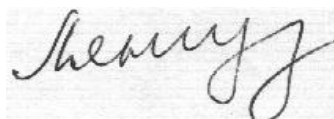
Защита состоится 18 апреля 2018 г. в 14.00 на заседании диссертационного совета Д 002.211.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2.

Тел.: (812) 372-54-42; факс: (812) 372-54-43, [dissovet.d00221102@binran.ru](mailto:dissovet.d00221102@binran.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук.

Автореферат разослан «        » января 2018 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук



Лянгузова Ирина Владимировна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы исследования.** Светлохвойные, особенно сосновые (из *Pinus sylvestris* L.) леса играют важную роль в растительном покрове средней и северной тайги Европейской России. При этом уровень выявления разнообразия лесных сообществ неравномерен в разных частях территории. Наряду с детально обследованными регионами остаются малоизученные, в том числе большая часть Архангельской области; недостаточно полно описано разнообразие лесов Карелии. Повсеместно не полностью выявлено ценотическое разнообразие заболоченных лесов. Не были описаны многие типы сосновых и лиственничных (из *Larix sibirica* Ledeb.) лесов на обнажениях карбонатных и сульфатных горных пород. Обобщающие сводки по классификации таежных лесов в значительной мере компилятивны. Очевидна необходимость сведения ранее накопленных данных в единую систему с равномерно высокой степенью детализации и их дополнения исчерпывающим числом полевых описаний.

На основе классификации следует провести анализ зависимости распространения сообществ от климатических и топоэдафических факторов, в том числе на уровне видов, слагающих сообщества. Применительно к светлохвойным лесам средней и северной тайги Европейской России такая работа ранее не проводилась, при этом она может иметь как теоретическую, так и прикладную значимость, в том числе в аспекте мониторинга состояния лесов при изменениях климата. Исследования особенно актуальны с учетом сокращения площадей, занятых малонарушенными хвойными лесами, во многих регионах сохранившихся лишь на особо охраняемых природных территориях (ООПТ).

**Основными целями исследования** являются инвентаризация эколого-ценотического разнообразия светлохвойных лесов средней и северной тайги Европейской России и выявление факторов, от которых зависит это разнообразие, для чего решаются следующие задачи:

1. Выявление разнообразия сообществ сосновых и лиственничных лесов изучаемой территории методом доминантно-флористической классификации растительности.
2. Сопоставление выделенных синтаксонов с уже описанными по данным литературы и установление их географического распространения.
3. Анализ влияния климатических и топоэдафических факторов, которыми обусловлено разнообразие сообществ, в том числе на уровне слагающих их видов.

**Научная новизна и теоретическое значение работы.** Впервые на качественно новом уровне детальности проводится инвентаризация разнообразия сообществ светлохвойных лесов столь протяженной территории, как средняя и северная тайга Европейской России. Приводятся данные по классификации лесной растительности ряда ранее не изучавшихся регионов, в первую очередь, в пределах Архангельской области. Для всех синтаксонов прослежены их ареалы в Европейской России; по данным литературы выявлены синтаксоны, замещающие их в Центральной Европе и в Сибири.

Закономерности географического распространения сообществ светлохвойных лесов в связи с влиянием природных факторов впервые статистически подтверждены на уровне слагающих их видов, включая анализ корреляционных зависимостей проективного покрытия видов сосновых лесов от факторов теплообеспеченности лета и океаничности / континентальности климата. Впервые проанализированы причины различий в составе и покрытии видов в сосняках и лиственничниках на силикатных и на карбонатных или сульфатных почвообразующих породах, а также на почвах различного гранулометрического состава, в том числе с учетом влияния скальных обнажений в незаболоченных лесах и отложений торфа в заболоченных лесах. Выявлены закономерности внутриландшафтного распределения экстразональных типов сосновых лесов.

**Практическое значение работы.** Результаты работы могут использоваться:

- для целей крупномасштабного геоботанического картографирования;
- при выделении новых ООПТ и при оптимизации зонирования территории в уже существующих ООПТ;
- при организации мониторинга состояния лесов, в том числе в аспекте наблюдаемых изменений климата, в частности, в заповедниках;
- при преподавании дисциплин биологического, географического и лесохозяйственного циклов в высшей школе.

Результаты инвентаризации редких видов растений [Пучнина, Кучеров, 2007; Кучеров и др., 2009 б] и типов сообществ [Кучеров, 2012] в верховьях р. Кулой (Пинежский р-н Архангельской обл.) послужили обоснованием для проекта присоединения этой территории к расположенному севернее заказнику «Кулойский», внесенного в План территориального развития Архангельской обл. до 2030 г.

**Основные положения, выносимые на защиту.**

1. Высокий уровень эколого-ценотического разнообразия светлохвойных (сосновых и лиственничных) лесов средней и северной тайги Европейской России обусловлен разнообразием климатических и топоэдафических условий в пределах изучаемой территории.

2. Ассоциации и субассоциации сосняков и лиственничников, как правило, выделяются по зонально-климатическому (широтному) принципу. Исключением являются синтаксоны, приуроченные к обнажениям скальных пород того или иного химического состава либо к выходам минерализованных грунтовых вод. Субассоциации также могут сменять друг при нарастании мощности торфяной залежи. Варианты ассоциаций сменяют друг друга в тех же случаях, что и субассоциации, либо по градиенту океаничности / континентальности климата.

3. Закономерности географического распределения синтаксонов сосняков и лиственничников в зависимости от климатических и топоэдафических факторов подтверждаются на уровне видов, слагающих эти сообщества, и определяются распределением этих видов по градиентам соответствующих факторов.

4. В сосновых лесах наиболее сильные зависимости от факторов теплообеспеченности лета выражены у гипоарктических и арктобореальных видов, особенно вблизи от южных границ их ареалов, а также у *Pinus sylvestris*, фор-

мирующей древостой. Связи с факторами теплообеспеченности и океаничности / континентальности климата у бореальных видов из состава «свиты» ели носят более умеренный характер.

5. В приземных ярусах светлохвойных лесов на силикатных почвообразующих породах доминируют ацидофиты. В лесах на карбонатных породах аналогичную роль выполняют виды с широкой экологической амплитудой, реагирующие на ослабление конкуренции со стороны ацидофитов, а также эрозиофилы и виды, требующие повышенного минерального богатства почвы.

6. Экстразональные сообщества сосновых лесов в своем внутриландшафтном распределении подчиняются действию закона лимитирующего фактора, частными случаями которого выступают «правило предварения» и «закон выравнивания среды».

**Апробация работы.** Основные положения и материалы диссертации доложены на российских и международных конференциях и совещаниях, в том числе на IV (Березинский биосферный заповедник, Беларусь, 1993), V (Ижевск, 1998) и VI (Сыктывкар, 2003) рабочих совещаниях и II школе-семинаре (НП «Марий Чодра», 2000) по сравнительной флористике, научно-практической конференции РГО «Охраняемые природные территории» (Санкт-Петербург, 1996), III Всероссийской школе-конференции «Актуальные проблемы геоботаники» (Петрозаводск, 2007), XI (2007) и XII (2012) Перфильевских научных чтениях (Архангельск), Всероссийской конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века» (Петрозаводск, 2008), X научной сессии Морской биостанции Санкт-Петербургского университета (Санкт-Петербург, 2009), Всероссийской научной конференции с международным участием «Отечественная геоботаника (основные вехи и перспективы)» (Санкт-Петербург, 2011), научно-практической конференции, посвященной 80-летию заповедника «Кивач» (Петрозаводск, 2012), Всероссийской конференции с международным участием «Современные проблемы притундровых лесов» (Архангельск, 2012), IV Всероссийской школе-конференции «Актуальные проблемы геоботаники» (Уфа, 2012), II Всероссийской молодежной научной конференции «Молодежь и наука на Севере» (Сыктывкар, 2013), II Международном научном семинаре «Растительность болот: современные проблемы классификации, картографирования, использования и охраны» (Минск, Беларусь, 2015), V Всероссийской геоботанической школе-конференции (Санкт-Петербург, 2015), Международной бриологической конференции, посвященной 100-летию со дня рождения А. Л. Абрамовой (Санкт-Петербург, 2015), на семинаре Института экологии растений (Мюнстер, Германия, 2001), на заседаниях секции флоры и растительности Русского Ботанического Общества (1995–2001), лабораторий растительности лесной зоны (2005–2013) и общей геоботаники (2014–2016) БИН РАН.

**Публикации.** По теме диссертации опубликована 71 научная работа, в том числе 29 статей в рецензируемых журналах, рекомендованных Перечнем ВАК РФ, из них 4 из основного списка WoS, и 3 коллективные монографии.

**Личный вклад автора.** Автором диссертации лично либо при участии товарищей по экспедициям выполнена большая часть использованных описаний растительности (1162 из 1602; 72,5%). Прочие описания предоставлены автору коллегами с их согласия (75; 4,7%) либо взяты из литературы (365; 22,8%). Все материалы, собранные автором вместе с его коллегами, опубликованы в виде совместных статей и монографий [Кравченко и др., 1997; Кучеров и др., 1995, 1998, 2000 а, 2000 б, 2007 а, 2002, 2007 б, 2008, 2009 а, 2009 б, 2009 в, 2010 а, 2010 б, 2011; Кучеров, Сенников, 1999; Кучеров, Улле, 2001; Берлина и др., 2002; Безгоднов и др., 2003; Головина и др., 2003; Кучеров, Чепинога, 2004 а, 2004 б; Максимов и др., 2004, 2007; Кучеров, Чуракова, 2007, 2009; Пучнина, Кучеров, 2007; Разумовская и др., 2007, 2012; Игнатов и др., 2008; Кучеров, Зверев, 2010, 2011, 2012, 2014; Кучеров, Кутенков, 2011 а, 2011 б, 2012, 2014; Пучнина и др., 2015; Кекишева и др., 2017]. Постановка целей и задач, выбор методов классификации растительности и статистической обработки данных, техническое выполнение процедуры классификации и всех расчетов, интерпретация полученных результатов осуществлены лично автором.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, послесловия, благодарностей, списка литературы и 8 приложений, вынесенных в отдельный том. Объем 1-го (основного) тома диссертации составляет 556 страниц, включая 22 таблицы, 19 рисунков и список литературы, насчитывающий 1182 библиографических источника, из них 243 на английском, немецком и иных иностранных языках. Объем 2-го тома, содержащего приложения, – 403 страницы, включая 15 таблиц и 15 рисунков.

## **ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **Глава 1. Изученность светлохвойных лесов средней и северной тайги Европейского Севера: обзор литературы**

Основы изучения эколого-ценотического разнообразия сосновых лесов таежной зоны Европейской России с позиций отечественной школы эколого-фитоценотической [Александрова, 1969] классификации растительности были заложены работами Г. Ф. Морозова [1912, 1949] и В. Н. Сукачева [1927, 1928, 1931]. В дальнейшем сосняки разных регионов севера Европейской России изучались неравномерно. Лучше всего выявлено разнообразие сосняков Мурманской обл. [Regel, 1923, 1927, 1928; Коровкин, 1934; Некрасова, 1935; Аврорин и др., 1936; Салазкин, 1936; Любимова, 1937; Мелехов, 1966; Цветков, Семенов, 1985; Цветков, 2002; Горшков и др., 2009; Нешатаев, Нешатаева, 2002] и Республики Коми [Самбук, 1932; Андреев, 1935; Корчагин, 1940; Лашенкова, 1954, 1955 а, 1955 б; Колесников, 1985; Мартыненко, 1999].

Как в равнинной части Коми [Самбук, 1932; Андреев, 1935; Дылис, 1941; Юдин, 1954 б; Мартыненко, 1999], так и на Полярном и Приполярном Урале [Городков, 1926 а, 1926 б, 1929; Сочава, 1927, 1930; Цинзерлинг, 1935 а, 1935 б; Иго-

шина, 1964; Непомилуева, 1984; Нешатаева, Демьянов, 2002] сравнительно полно выявлено также разнообразие лиственничных лесов и редколесий.

Не столь равномерно по охвату территории, но также достаточно полно выявлены типы сосновых лесов Карелии [Соколов, 1926; Усков, 1930; Цинзерлинг, 1932; Рутковский, 1933; Солоневич, 1933; Соколова, 1936; Никольский, Изотов; 1936; Яковлев, Воронова, 1959; Виликайнен, 1971, 1974; Зябченко, 1984; Дыренков, Лешок, 1988; Ипатов и др., 1991, 1998; Громцев; 1993, 2000, 2003; Кузнецов, 1999, 2000, 2005; Кутенков, 2006 б, 2008; Громцев и др., 2008], чему издавна способствовали исследования, проводимые в сопредельных странах Фенноскандии [Cajander, 1909, 1921; Jalas, 1950; Ruuhijärvi, 1960; Eurola, Ruuhijärvi, 1961; Kalela, 1961; Kujala, 1961, 1979; Eurola et al., 1984; Heikkilä, 1987; Pahlsson, 1994].

Хуже всего выявлено разнообразие сосновых лесов Архангельской обл., где после серии работ предвоенных лет [Соколов, 1928 а; Шиманюк, 1931; Архипов, 1932; Леонтьев, 1937; Соколова, 1937] и вплоть до недавнего времени детально изученным с геоботанических позиций оставался лишь район среднего течения р. Пинеги [Сабуров, 1972]. Кроме того, более пристально изучались лиственничники [Кашин, 1967, 1972; Пучнина, 1986; Кашин, Козобродов, 1994].

Соснякам [Семенова-Тян-Шанская, 1956; Василевич, 1961; Рысин, 1975; Карпенко, 1980; Громцев, 2008; Рысин, Савельева, 2008; Василевич, Бибилова, 2010 а, 2010 б, 2011 а, 2011 б; Кутенков, Кузнецов, 2013] и лиственничникам [Поварницын, 1941; Сочава, 1956; Рысин, 2010] изучаемого региона посвящен ряд обобщающих работ. Альтернативный взгляд на светлохвойные леса региона предлагают сторонники эколого-флористической классификации школы И. Браун-Бланке [Kielland-Lund, 1967, 1981; Marker, 1969; Vjørndalen, 1980 а, 1980 б, 1985; Matuszkiewicz et al., 1995; Dierßen, 1996; Морозова, Коротков, 1999; Морозова и др., 2008; Ермаков, Морозова, 2011], основанной на дифференциации синтаксонов по их флористическим различиям, отражающих особенности экотопов, практически без учета влияния доминантов, в том числе в составе древостоя.

Удачным компромиссом между эколого-фитоценотическим и эколого-флористическим подходами представляется доминантно-флористический метод классификации. При выделении синтаксонов он учитывает как влияние эдификаторов, так и индикаторные группы диагностических видов [Миркин, 1968 а, 1970; Миркин и др., 1968; Сабуров, 1972; Василевич, 1995; 2005, 2009 б, 2012; Василевич, Бибилова, 2010 а, 2010 б, 2011 а, 2011 б, 2011 в, 2012]. Этому подходу следует и автор настоящей работы [Кучеров и др., 2007 б, 2008, 2009 а, 2010 а, и др.; Кучеров, Чуракова, 2007, 2009; Кучеров, Кутенков, 2011 а, 2011 б, 2012; Кучеров, Зверев, 2010, 2011, 2012; Кучеров, 2013 а, 2013 б, 2014, и др.].

Влияние климата на светлохвойные леса севера Европейской России изучено в основном для деревьев-лесообразователей [Ткаченко, 1952; Мелехов, 1980; Пузаченко, Скулкин, 1981]. Но и для них климаареалы смоделированы лишь в осях тепло- и влагообеспеченности без учета континентальности климата, в зависимости от которой лимитирующие значения теплообеспеченности и увлаж-

нения могут смещаться [Назимова и др., 1981]. Для видов приземных ярусов существуют лишь обобщенные оценки их зависимости от климатических факторов в виде фитоиндикационных шкал [Landolt, 1977; Цыганов, 1983; Ellenberg et al., 1992], обычно без привязки к конкретным синтаксонам, что стремился исправить в своих работах автор диссертации [Кучеров, 2013 в, 2013 е, 2015 б, 2016 а].

Изменения встречаемости и покрытия видов, растущих в светлохвойных лесах на почвообразующих породах разного химического состава – силикатных, карбонатных либо сульфатных, – также почти не изучались до недавнего времени [Кучеров, Зверев, 2010, 2011, 2012; Кекишева, 2010; Кучеров, Кутенков, 2011 а, 2011 б, 2012; Кучеров, 2013 а, 2013 б, 2014, 2015 а; Кекишева и др., 2017].

## **Глава 2. Очерк природных условий района исследования**

Репрезентативные пункты, в которых выполнены геоботанические описания, расположены в основном в пределах Республик Карелия и Коми, Архангельской и Мурманской областей. Учтен также ряд пунктов в Ненецком и (для листовничников) на Полярном и Приполярном Урале в Ханты-Мансийском и Ямало-Ненецком автономных округах (рисунки 1, 2). В 16 пунктах из 30, упомянутых в подписи к рисунку 1, материал собран лично автором диссертации. Описания из остальных пунктов взяты из литературы.

Север Европейской России крайне разнообразен с точки зрения геологии и рельефа (рисунок 2). Восточная часть Балтийского щита с прерывистым покровом силикатной валдайской морены поверх массива докембрийских пород к востоку сменяется Русской равниной. Ее северный макросклон покрыт отложениями трех оледенений (в том числе перемещенными), от валдайского на западе до московского на юге и днепровского на востоке. Для московской морены характерна карбонатность. Четвертичные толщи прорезают выходы палеозойских известняков и гипсов. С востока территорию окаймляет Урал. Его западные предгорья также сформированы известняками, а в осевой части хребта кислые кристаллические породы сочетаются с ультраосновными [Геология СССР, 1958, 1960, 1963; Бискэ, 1959; Варсонофьева, 1960; Атлас..., 1964, 1976; Палеогеография Европы..., 1982; Четвертичная..., 1984; Гричук, 1989; Lang, 1994]. Нельзя не поставить вопрос о связи разнообразия типов лесных сообществ и почвообразующих пород.

Климат территории умеренно континентальный, с положительным радиационным балансом летом и отрицательным зимой, с преобладанием западных ветров [Алисов, Полтараус, 1974; Хромов, 1983; Косарев, Андрющенко, 2009]. Судя по амплитудам значения климатических факторов [NASA..., 2006], климатические условия также различаются в разных частях региона. Между подзонами таежной зоны наблюдается существенная разница по теплообеспеченности и продолжительности вегетационного периода. К востоку и северо-востоку нарастают континентальность климата и суровость зим. Если на Терском берегу Белого моря коэффициент континентальности Конрада [Tukhanen, 1980; Назимова, 1995] составляет 28, то в предгорьях Северного Урала – 46 (таблица 1).

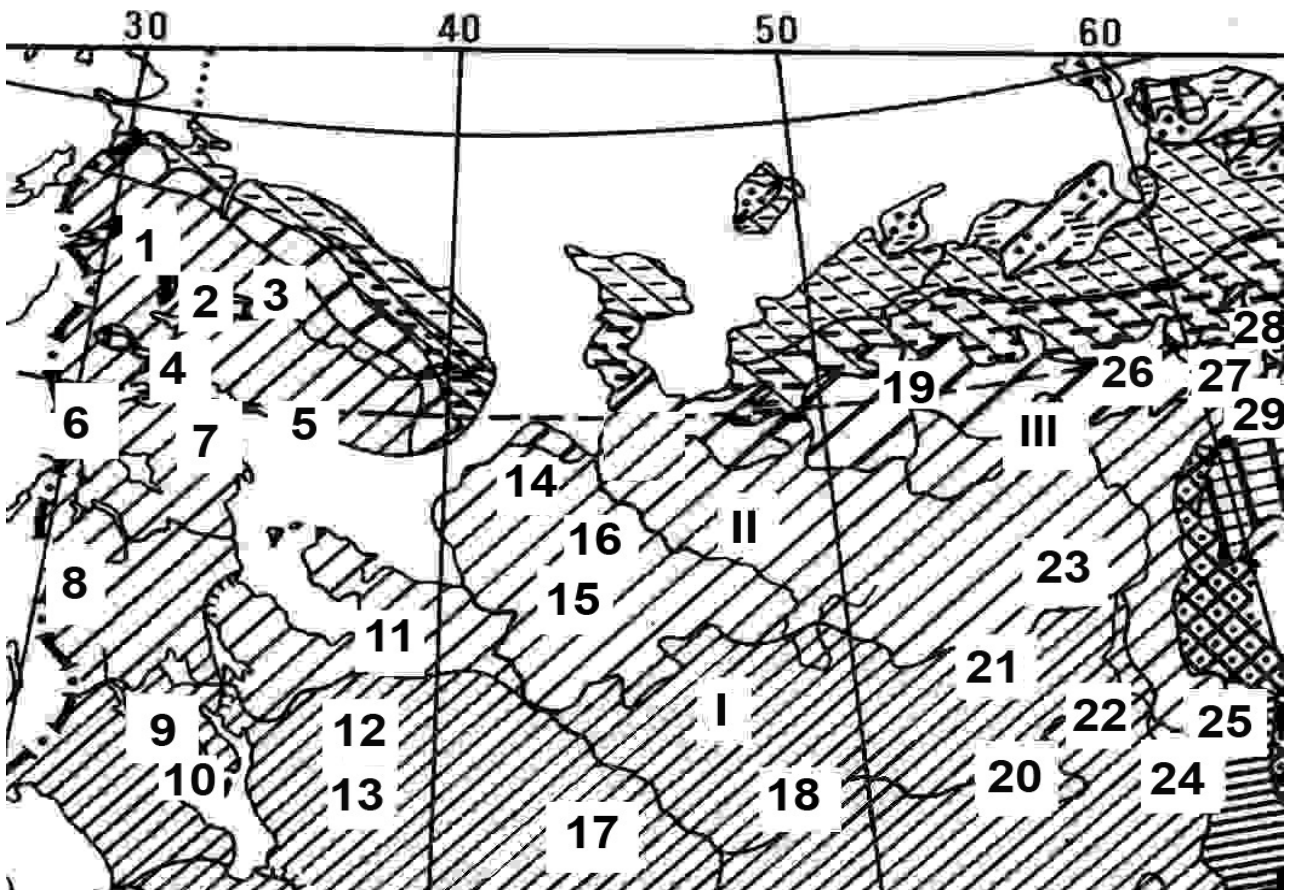
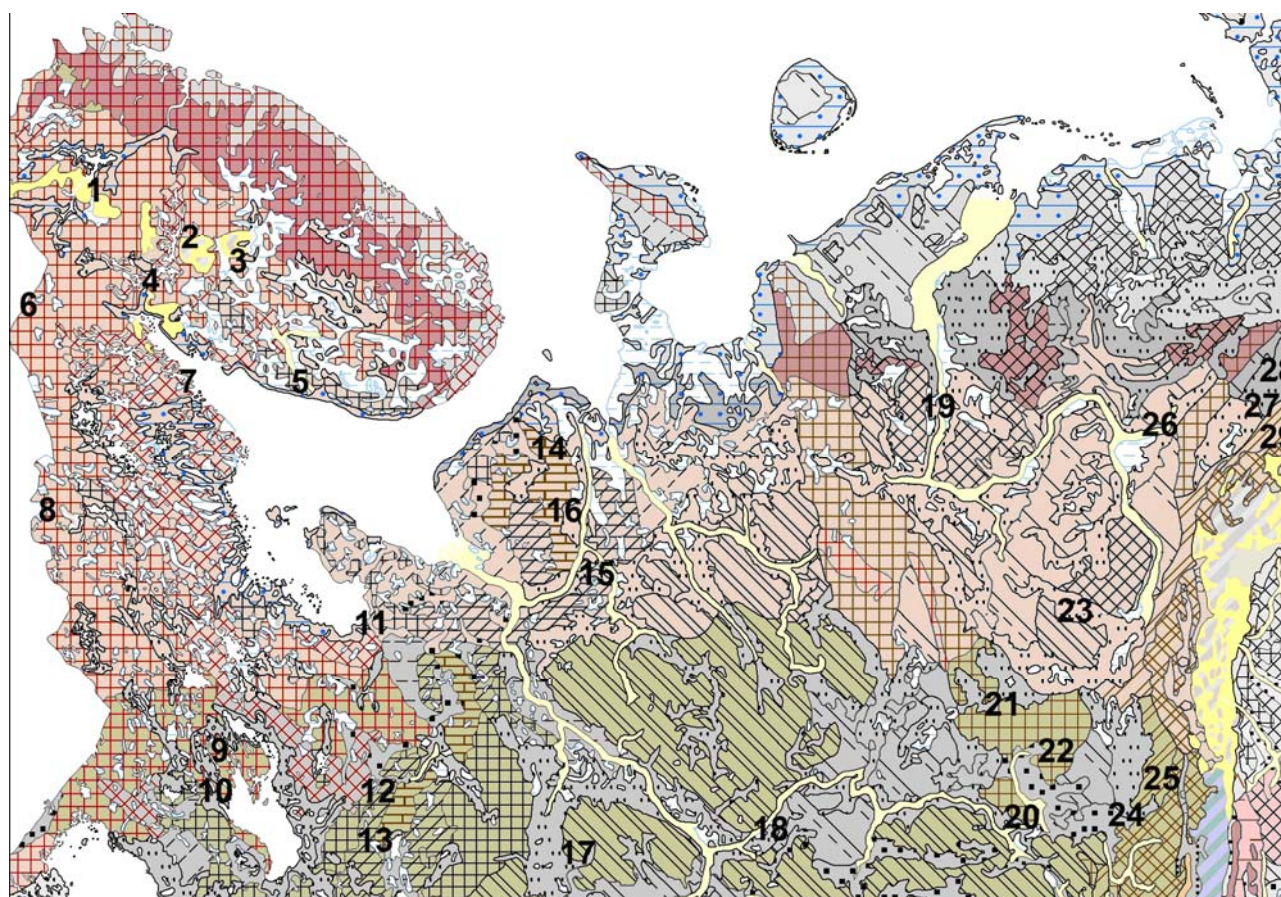


Рисунок 1. Местоположение изученных пунктов и местностей. Мурманская обл.: 1 – Лапландский заповедник; 2 – Хибины; 3 – побережье оз. Ловозеро; 4 – бассейн р. Умбы; 5 – район д. Варзуга. Республика Карелия: 6 – НП «Паанаярви»; 7 – южный берег губы Чупа; 8 – Костомукшский заповедник; 9 – заповедник «Кивач»; 10 – берег оз. Лижмозеро. Архангельская обл.: 11 – зеленая зона г. Онега; 12 – НП «Кенозерский», Лекшмозерское лесничество; 13 – там же, Кенозерское лесничество; 14 – Беломорско-Кулойское плато; 15 – восточная часть и бывшая охранная зона Пинежского заповедника; 16 – верховья р. Кулой у пос. Красный Бор; 17 – среднее течение р. Устья близ пос. Богдановский; 18 – левобережные низовья р. Вычегды у пос. Урдома. Ненецкий АО: 19 – район пос. Тельвисочный. Республика Коми: 20 – верховья р. Вычегды у пос. Усть-Нем; 21 – Средний Тиман, бассейн р. Ижмы; 22 – Южный Тиман; 23 – водораздел рек Ижмы и Печоры близ пос. Нижний Одес; 24 – верховья р. Печоры, Печоро-Илычский заповедник, Якшинское лесничество; 25 – там же, Верхнепечорское лесничество; 26 – среднее течение р. Усы; 27 – бассейн р. Кожим. Ямало-Ненецкий АО: 28 – бассейн р. Нелкаёган; не отражено на карте: 30 – среднее течение р. Собь. Ханты-Мансийский АО: 29 – бассейн р. Хулги. Подзоны тайги: I – средняя, II – северная, III – предтундровые редколесья [картооснова по: Исаченко, Лавренко, 1980].

Следовательно, климатические различия между различными подзонами тайги и долготными секторами севера Европейской России также обязательно должны учитываться в качестве фактора разнообразия лесных сообществ.



Типы ландшафтов [Ландшафтная карта..., 1988]:














-  Докембрийские щиты с ледниковой обработкой
-  Цокольные на кристаллических породах с ледниковой обработкой
-  Моренные и моренно-эрозионные валдайского оледенения
-  То же, на известняковом основании
-  Моренные московского оледенения с покровными суглинками и супесями
-  Моренные днепровского оледенения с покровными суглинками
-  Водно- и озерно-ледниковые песчаные (разного возраста)
-  Кряжи на дислоцированных палеозойских карбонатных породах
-  Увалистые на палеозойских терригенных и карбонатных отложениях
-  Высокие гряды на палеозойских карбонатных породах
-  Карстовые плато на палеозойских известняках, доломитах и гипсах
-  Среднетаежные леса
-  Северотаежные леса

Рисунок 2. Приуроченность изученных пунктов к различным типам почвообразующих пород и поверхностных отложений [картооснова по: Ландшафтная карта..., 1988].

Разнообразен и почвенный покров региона. Для плакоров, занятых ельниками из *Picea abies* s. l., характерны подзолистые либо (в северной тайге Русской равнины) глее-подзолистые почвы. Сосняки в зависимости от положения в рельефе формируются либо на автоморфных почвах, в основном подзолистых, реже буроземах, либо на полугидроморфных торфянисто- или торфяно-подзолисто-

**Таблица 1 – Амплитуды значений метеопараметров и климатических индексов по подзонам и секторам средней и северной тайги Европейской России [NASA..., 2006; Кучеров, 2013 в, 2013 е, 2015 б, 2016 а]**

Фактор	Размерность	Амплитуды значений параметров и индексов					
		1	2	А	В	С	В целом
<i>n</i>		10	8	8	7	3	18
<i>Tann</i>	°С	-1,9–2,7	-1,7–0,9	-1,7–2,7	0,3–1,5	-1,9–0,8	-1,9–2,7
<i>GDD&gt;10</i>	°С	388–595	208–471	208–519	451–595	388–468	208–595
$\Sigma d>0$	дн.	143–188	141–167	141–188	159–172	143–153	141–188
<i>Pann</i>	мм	774–820	694–785	694–820	737–799	785–810	694–820
<i>R</i>	ккал/(см <sup>2</sup> ×мес.)	3,2–3,5	2,4–3,2	2,4–3,5	3,2–3,4	3,2–3,4	2,4–3,5
<i>Δt ann</i>	°С	19,0–22,1	18,9–21,6	18,9–20,2	20,2–21,1	21,6–22,1	18,9–22,1
<i>K</i>	безразмерен	33,8–45,6	32,2–44,1	32,2–36,0	37,3–40,7	44,1–45,6	32,2–45,6
$\varphi$	%	61,1–70,5	61,2–69,3	65,5–70,5	61,2–67,2	65,5–66,8	61,1–70,5

Примечания. Среднемноголетние значения метеопараметров по данным спутниковой метеосъемки [NASA..., 2006]: *Tann* – среднегодовая температура воздуха; *GDD>10* – сумма превышений среднесуточных температур над базовой температурой 10°С;  $\Sigma d>0$  – число дней в году со средней температурой воздуха выше 0°С; *Pann* – среднегодовое количество осадков; *R* – радиационный баланс для усредненного месяца года [Будыко, 1977]; *Δt ann* – среднегодовая полуамплитуда температур на поверхности почвы; *K* – коэффициент континентальности В. Конрада [Tukhanen, 1980; Назимова, 1995];  $\varphi$  – относительная влажность воздуха июля; *n* – число пунктов метеонаблюдений. Подзоны тайги: 1 – средняя, 2 – северная. Меридиональные секторы: А – Кольско-Карельский, В – Онежско-Северодвинский, С – Печорский.

глеевых, либо, наконец, на гидроморфных почвах торфяных болот [Скляр, Шарова, 1970; Забоева, 1975; Морозова и др., 1981; Морозова, 1991; Бахмет, Преснухин, 2006]. Лиственничники в Европейской России характерны только для автоморфных почв [Поварницын, 1941; Рысин, 2010]. На известняках и гипсах представлены почвы, специфичные для этих типов пород [Горячкин, 2010].

Данные о химических и физических свойствах верхних горизонтов почв из опубликованных опорных разрезов сведены в Таблицу 2. Практически все почвы на известняках (разрезы 4, 5, 10), в отличие от таковых на гипсах (разрезы 6, 7), не отличаются от почв на силикатах (разрезы 1–3, 8–9) по значениям  $pH_{H_2O}$ , т. е. оказываются выщелоченными. Однако почвы, развитые как на известняках, так и на гипсах, содержат повышенный процент мелкозема, т. е. богаче элементами минерального питания, чем почвы на силикатах [Гедройц, 1933; Роде, 1955; Качинский, 1965, 1970; Кауричев и др., 1982].

**Таблица 2 – Физические и химические свойства верхних минеральных горизонтов почв средней и северной тайги Европейской России [Скляр, Шарова, 1970; Забоева, 1975; Казимиров и др., 1977; Никонов, 1987; Горячкин, 2010]**

№ раз-реза	Гори-зонг	Глубина, см	Мелкозем <0,01 мм, %	C, %	N, %	pH <sub>H2O</sub>	ГК, мг-экв/100г	Ca <sup>2+</sup> +Mg <sup>2+</sup> , мг-экв/100г	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> , мг/100г	K <sub>2</sub> O, мг/100г
1	A <sub>2</sub>	1–5	3,2	0,2	0,02	4,7	1,6	0,3	–	–
2	A <sub>2</sub>	8–14	3,1	0,5	0,01	4,5	1,5	0,8	1,5	1,4
3	AB	6–10	7,8	2,1	0,12	4,9	1,5	7,3	1,9	3,8
4	A <sub>2</sub>	2–9	12,5	0,5*	0,02	5,1	3,9	1,3	0,3	5,2
5	A <sub>2</sub>	3–11	14,8	1,6*	0,07	4,9	5,7	3,1	1,5	5,2
6	AH <sub>Ca</sub>	7–15	–	11,0*	–	7,7	–	–	–	–
7	BDM <sub>cs</sub>	12–21	27,0 <sup>#</sup>	0,4*	–	6,5	0,3	6,3	–	–
8	A <sub>2</sub>	3–14	6,1	0,1	0,01	4,7	0,3	–	Следы	8,0
9	A <sub>2g</sub>	17–25	0,4	0,2*	–	6,1	0,5	–	Следы	–
10	A <sub>2</sub>	5–10	–	0,2*	–	4,9	0,7	0,9	–	1,0

Примечания. В заголовке таблицы: С – углерод: \* – гумус по И. В. Тюри-ну, без звездочки – общий органический углерод. N – общий органический азот по Кьельдалю. ГК – гидролитическая кислотность по Каппену. <sup>#</sup> – процент частиц < 0,25 мм. "–" – показатель не определялся. Почвенные разрезы: 1–2: Мурманская обл., 1 – почва Al-Fe-гумусовая поверхностно-подзолистая на завалуненном песке; сосняк воронично-лишайниковый [Никонов, 1987]; 2 – почва иллювиально-железисто-гумусовая подзолистая песчаная на завалуненной морене; сосняк воронично-черничный [Казимиров и др., 1977]. 3 – Республика Карелия, почва иллювиально-железисто-гумусовая пятнисто-подзолистая песчаная на песке; сосняк черничный [Казимиров и др., 1977]. 4–8: Архангельская обл. 4 – подзол маломощный супесчаный на супеси, подстилаемой тяжелым суглинком на известняке; сосняк лишайниковый [Скляр, Шарова, 1970]. 5 – подзол маломощный песчанисто-легкосуглинистый на легком суглинке, подстилаемом тяжелым моренным суглинком на известняке; лиственничник крупнотравный [Скляр, Шарова, 1970]. 6 – почва перегнойно-темногумусовая остаточно-карбонатная («гипсодробозем») на гипсе; лиственничник можжевельниковый травяно-брусничный [Горячкин, 2010]. 7 – почва сухоторфяная окарбонированная на гипсе; сосняк с лиственницей брусничный [Горячкин, 2010]. 8 – подзол маломощный песчаный на песке, подстилаемом бескарбонатной глиной; сосняк черничный [Скляр, Шарова, 1970]. 9–10 – Республика Коми. 9 – почва торфяно-подзолисто-глеевая иллювиально-железистая песчаная на песке; сосняк багульниковый сфагновый [Забоева, 1975]. 10 – почва поверхностно-среднеподзолистая иллювиально-гумусовая песчаная на песке, подстилаемом известняком; сосняк лишайниковый [Забоева, 1975].

### Глава 3. Методика исследований

Автором диссертации лично либо при участии товарищей по экспедициям в 1996–2012 гг. выполнена большая часть геоботанических описаний – 1162 (72,5% общей выборки). Участки для описания отбирались в пределах ООПТ либо в труднодоступных местностях, с древостоями не менее VI класса возраста, без следов недавних нарушений. Описания выполнялись по стандартной методике [Понятовская, 1964; Шенников, 1964; Программа..., 1974] с оценкой проективных покрытий видов по ярусам на площади не менее 400 м<sup>2</sup>. В каждом из описаний делалась почвенная прикопка для измерения мощности подстилки и органолептической оценки гранулометрического состава почвы [Звирбуль, Тимофеев, 1991] либо измерялась мощность торфяной залежи.

Прочие описания предоставлены автору коллегами по его просьбе (75; 4,7%) либо взяты из литературы [Сочава, 1927; Самбук, 1932; Андреев, 1935; Леонтьев, 1937; Дылис, 1941; Непомилуева, 1984; Колесников, 1985; Нешатаева, Демьянов, 2002; и др.] (365; 22,8%). Общее число использованных описаний – 1602, в том числе сосняков – 1422, лиственничников – 180.

Классификация растительности выполнена с помощью программы ИБИС 6.2 [Зверев, 2017] на основе доминантно-флористического метода, предусматривающего выделение синтаксонов по доминантам с последующим уточнением их объема по детерминантным группам экологически близких видов и итоговой проверкой однородности каждой из групп по Q-критерию Кокрена:

$$Q = \frac{c(c-1) \sum_{j=1}^c (T_j - T_{cp})^2}{c \sum_{i=1}^r u_i - \sum_{i=1}^r u_i^2},$$

где  $u_i$  – число описаний, в которых встречен  $i$ -й вид,  $T_j$  – число видов данной группы, встреченных в  $j$ -м описании,  $c$  – число описаний,  $r$  – число видов в диагностической группе,  $T_{cp}$  – среднее арифметическое число видов в группе [Cochran, 1950; Браунли, 1977; Василевич, 1985, 1995; Кучеров и др., 2007 б, 2009 а; Головина, 2009 а, 2009 б; Кучеров, 2013 б].

К одной ассоциации отнесены описания с общим набором доминантов и детерминантов на всем протяжении ее ареала. У субассоциаций могут быть собственные как доминанты, так и детерминанты в пределах части либо всего ареала ассоциации. Варианты могут выделяться только по детерминантным группам.

Анализ зависимости эколого-ценотического разнообразия от климатических факторов выполнен как на уровне типов сообществ, исходя из простирающихся их ареалов, так и на уровне слагающих их видов, последнее – только для сосновых лесов. Корреляционный анализ [Василевич, 1969; Шмидт, 1984] зависимостей видовых покрытий (ПП) от факторов макроклимата выполнен для 1050 описаний сосняков в 16 географических пунктах. Для каждого из последних описания объединены по группам ассоциаций, в общие выборки незаболоченных и заболоченных лесов и в суммарную выборку. Для ПП видов рассчитаны выборочные средние. Каждому пункту сопоставлена координатная ячейка (градус на

градус) в базе данных глобальной спутниковой метеосъемки NASA SSE (1983–2004 гг.) [NASA..., 2006]. Для анализа избрано 6 из 16 исходно испытанных [Кучеров, 2013 в, 2013 е] метеопараметров и индексов:

1. Сумма превышений среднесуточных температур над базовой температурой 10°C («градусо-дней выше 10°C»;  $GDD > 10$ ) – наибольшее из слагаемых суммы эффективных температур.

2. Расчетный радиационный баланс для усредненного месяца года:

$$R = Q(I - \alpha) - (I - W),$$

где  $Q$  – суммарная коротковолновая солнечная радиация;  $\alpha$  – альbedo;  $W$  – длинноволновое противозлучение атмосферы;  $I$  – эффективное излучение земной поверхности [Будыко, 1977; NASA..., 2006].

3. Число безморозных дней в году (среднесуточная температура воздуха выше 0°C).

4. В качестве меры океаничности / континентальности климата рассчитан коэффициент континентальности В. Конрада:

$$K = 1,7A / \sin(\varphi + 10^\circ) - 14,$$

где  $A$  – средняя годовая амплитуда температур воздуха,  $\varphi$  – географическая широта [Tukhanen, 1980; Поликарпов и др., 1986; Назимова, 1995].

5. В качестве фактора, уточняющего коэффициент Конрада, избрана годовая полуамплитуда температур на поверхности почвы.

6. Относительная влажность воздуха июля (самого жаркого месяца).

Изучаемую территорию не пересекают границы зонального либо провинциального ранга [Александрова, Юрковская, 1989], поэтому принята гипотеза линейности. Коэффициенты корреляции и уравнения линейных регрессий рассчитаны с помощью программы STATISTICA 7 [Кучеров, 2013 в, 2015 б, 2016 а].

При сопоставлении средних покрытий видов (по группам ассоциаций либо в общих выборках) на различных почвообразующих породах либо на почвах разного гранулометрического состава использован  $t$ -критерий Стьюдента для независимых неравночисленных выборок [Лакин, 1980; Кучеров, 2015 а].

Номенклатура: сосудистые растения – Черепанов, 1995 (с уточнениями); мхи – Ignatov et al., 2006; печеночники – Потемкин, Софронова, 2009; лишайники – Vitikainen et al., 1997 (с уточнениями по: Флора лишайников..., 2014).

#### **Глава 4. Классификация светлохвойных лесов**

В результате классификации на территории средней и северной тайги Европейской России выделен 71 синтаксон светлохвойных лесов, в том числе сосняков – 51 (21 ассоциация, 27 субассоциаций и 26 вариантов), лиственничных лесов и редколесий – 20 (соответственно, 8, 16 и 3). Для сравнения, на этой же территории методом эколого-фитоценотической классификации, без учета вариантов описано 58 ассоциаций сосняков [Рысин, Савельева, 2008], а лиственничников – 22 ассоциации в равнинной части территории и еще 17, эндемичных для Урала от Полярного до Северного [Рысин, 2010]. В то же время методами школы

И. Браун-Бланке выделено 15 ассоциаций и 10 субассоциаций сосняков, исходно описанных на данной [Смагин, 1988, 1991, 2000, 2010; Боч, Смагин, 1993; Морозова, Коротков, 1999; Морозова и др., 2008; Ermakov, Morozova, 2011] либо на сопредельных [Wojterski, 1964; Kielland-Lund, 1967, 1981, 1994; Marker, 1969; Matuszkiewicz, Matuszkiewicz, 1973; Sokołowski, 1979, 1980; Matuszkiewicz et al., 1995; Dierßen, 1996] территориях. Лиственничники изучены недостаточно; описан лишь один синтаксон [Морозова и др., 2008]. Таким образом, доминантно-флористический метод демонстрирует результаты, промежуточные по дробности подразделения растительности между двумя классическими школами.

Ассоциации и субассоциации, как правило, характеризуются широтно обусловленными ареалами. Если набор доминантов и детерминантов не оказывается одинаковым для обеих подзон тайги, предполагается, что каждой подзоне свойствен свой синтаксон. Исключениями являются леса на обнажениях горных пород. Это сосняки лишайниковые, воронично-лишайниковые, воронично-черничные и черничные сфагново-зеленомошные на силикатных скалах; сосняки чабрецово-толокнянковые и вейниковые (кизильниковой субассоциации), а также лиственничники спирейно-аконитовые на известняках и доломитах, сосняки и лиственничники костянично-брусничного цикла ассоциаций на сульфатном карсте, а также лиственничные редколесья Полярного Урала на различных типах пород. Другую группу исключений образуют болотно-ключевые сосняки, приуроченные к выходам минерализованных грунтовых вод. Субассоциации могут также замещать друг друга при нарастании мощности торфа (в сосняках багульниковых) или при изменении режима проточности (в сосняках вахтовых и хвощовых сфагновых). Варианты сменяют друг друга в тех же случаях, что и субассоциации, либо по градиенту океаничности / континентальности климата.

Закономерности разграничения синтаксонов можно рассмотреть на двух экологически контрастных примерах – сосняков лишайниковых на бедных сухих почвах (Таблица 3) [Кучеров и др., 2010 а; Кучеров, 2012 б; Кучеров, Зверев, 2012] и багульниковых сфагновых, развитых при олиготрофном заболачивании (Таблица 4) [Кучеров и др., 2008, 2009 а; Кучеров, Кутенков, 2011 а, 2012].

При дифференциации сосняков лишайниковых с господством *Cladina stellaris*, *C. arbuscula* s. l. и *C. rangiferina* s. l. выделяются две ассоциации: средне- и южнотаежная Cladino-Pinetum (P.; сосняк лишайниковый) без собственных детерминантов и северотаежная Empetro-Cladino-P. (сосняк воронично-лишайниковый) с диагностическими видами *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum* и *Dicranum fuscescens* s. l.

В состав Cladino-P. входят субассоциации *typicum* на песках и *polytrichetosum* на скалах Южной Фенноскандии. Детерминанты первого синтаксона – псаммофиты, в том числе эрозиофилы (*Diphasiastrum complanatum*, *Cladonia deformis*, *Polytrichum piliferum*), второго – петрофиты (*Polypodium vulgare*, *Cladonia macrophylla*) в сочетании с *Polytrichum commune*, *Sphagnum russowii* и *S. capillifolium*, которые приводят к локальному заболачиванию скальных карманов.

**Таблица 3 – Дифференциация лишайниковых сосняков средней и северной тайги Европейской России [Кучеров и др., 2010 а; Кучеров, 2012 б; Кучеров, Зверев, 2012]**

Вид	Ярус	Cladino-Pinetum			Empetro-Cladino-Pinetum				
		typicum		polytr.	typicum		betuletosum		arct.
		Call.	typica		Call.	typica	Call.	typica	typica
<i>Diphasiastrum complanatum</i>	c	25	32	9	3	1 22	18	1 33	4
<i>Polytrichum piliferum</i>	d	1 58	5 55	9	1 50	1 50	23	<b>22 100</b>	11
<i>Calluna vulgaris</i>	c	<b>9 100</b>	-	<b>7 91</b>	<b>15 98</b>	-	5 48	-	<b>10 75</b>
<i>Festuca ovina</i> s. l.	c	1 42	2 32	2 73	13	-	14	-	1 11
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	c	-	1 36	18	10	44	7	33	11
<i>Calamagrostis epigeios</i>	c	-	1 50	-	3	1 50	-	-	-
<i>Juniperus communis</i> s. l.	b	-	1 23	1 64	-	11	1 32	-	21
<i>Polytrichum commune</i>	d	-	-	1 64	3	6	-	-	1 25
<i>Sphagnum russowii</i>	d	-	5	1 45	-	6	-	-	11
<i>Avenella flexuosa</i> s. l.	c	11	-	2 82	5	17	1 36	-	1 54
<i>Bucklandiella microcarpa</i>	r	-	-	1 73	3	-	-	-	32
<i>Ptilidium ciliare</i>	d,r	-	-	55	13	-	1 34	-	36
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	c	-	-	9	<b>6 95</b>	1 67	<b>13 89</b>	<b>30 100</b>	<b>11 93</b>
<i>Vaccinium uliginosum</i>	c	-	-	-	13	1 56	3 55	1 67	3 64
<i>Ledum palustre</i>	c	-	-	-	1 13	1 33	1 32	33	4 64
<i>Betula czerepanovii</i>	a2+b	-	-	-	-	-	4 41	<b>13 100</b>	1 7
<i>Stereocaulon paschale</i>	d	-	5	45	10	6	4 45	<b>7 67</b>	32
<i>Nephroma arcticum</i>	d	-	-	-	-	-	1 18	1 33	1 46
<i>Pinus sylvestris</i>	a1	<b>43 100</b>	<b>44 100</b>	<b>21 100</b>	<b>32 100</b>	<b>48 100</b>	<b>27 100</b>	<b>17 100</b>	<b>25 100</b>
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	c	6 86	7 82	<b>14 100</b>	<b>9 98</b>	<b>11 100</b>	<b>9 95</b>	<b>8 100</b>	<b>13 96</b>
<i>V. myrtillus</i>	c	36	1 45	3 91	5 65	<b>7 78</b>	5 57	4 100	<b>7 89</b>
<i>Cladina arbuscula</i> s. l.	d	<b>30 100</b>	<b>20 91</b>	<b>31 91</b>	<b>19 95</b>	<b>21 94</b>	<b>20 95</b>	<b>18 100</b>	<b>14 96</b>
<i>C. rangiferina</i> s. l.	d	<b>22 100</b>	<b>20 95</b>	<b>11 91</b>	<b>23 100</b>	<b>19 100</b>	<b>21 95</b>	4 67	<b>14 93</b>
<i>C. stellaris</i>	d	<b>22 89</b>	<b>22 86</b>	3 55	<b>27 95</b>	<b>28 94</b>	<b>27 93</b>	<b>10 100</b>	<b>15 82</b>
<i>Pleurozium schreberi</i>	d	3 72	4 73	<b>29 100</b>	<b>12 88</b>	7 83	6 59	1 33	<b>27 89</b>
Подзона тайги		средняя			северная				
Полоса в пределах подзоны		не выделяются			типичная	крайнесеверная		обе	
Долготный сектор		КК,ОД	П	КК	КК,ОД	П	КК,ОД	П	КК
Субстрат		пески	пески	скалы	пески	пески	пески	пески	скалы
Число описаний		36	22	11	40	18	44	3	28

Примечания. Субассоциации: polytr. – polytrichetosum; arct. – arctoparmeli-etosum. Варианты: Call. – *Calluna vulgaris*. Секторы: КК – Кольско-Карельский, ОД – Онежско-Северодвинский, П – Печорский. Ярусы: a1 и a2 – 1-й и 2-й ярусы древостоя, b – подрост и подлесок, c – травяно-кустарничковый, d – эпигейные, r – эпилитные лишайники и мхи. Для видов: в левой части колонок – среднее проективное покрытие, в правой – постоянство. Полужирным шрифтом выделены случаи доминирования видов, рамкой и фоном – детерминантные группы.

В рамках Empetro-Cladino-P. выделяются три субассоциации:

- *typicum* на песках в южной полосе северотаежной подзоны, без собственных детерминантов;
- *betuletosum* с *Betula czerepanovii*, *Arctous alpina*, *Stereocaulon paschale*, *Nephroma arcticum*, *Flavocetraria nivalis* и др. на песках крайнесеверной тайги;
- *arctoparmelietosum* с *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Peltigera canina* s. l. и *Cladonia cenotea* на скалах Северной Фенноскандии. Дифференциальными видами обеих субассоциаций скальных сосняков выступают эпилитные мхи: *Bucklandiella microcarpa*, *Ptilidium ciliare*, *Andreaea rupestris* и др.

В каждой из субассоциаций на песках выделены замещающие географические варианты. «Западные» центрально- и восточноевропейские варианты распространены на восток до Мезени и низовий Вычегды. Им свойственны *Calluna vulgaris* и более высокая встречаемость *Festuca ovina* и *Cladonia cornuta* s. l. «Восточные» восточноевропейско-западносибирские варианты встречаются в бассейне Печоры и далее на восток. В них вереск замещается *Calamagrostis epigeios* и *Chamaenerion angustifolium* [Кучеров, 2012 б; Кучеров, Зверев, 2012].

Детерминантами ассоциации сосняков багульниковых сфагновых (*Sphagnum angustifolii*-Ledo-P.) служат болотные оксилофиты: *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris*, *Sphagnum magellanicum*, *Polytrichum strictum*. В ней выделяются две субассоциации: *typicum* на периферии и *sphagnetosum fuscum* в центре облесенных болотных массивов. В субассоциации *typicum* нет своих детерминантов, при этом она отличается обилием *Vaccinium myrtillus* и *Carex globularis*, которые растут вместе с болотными кустарничками. В ней три варианта:

- *Equisetum sylvaticum* с лесным хвощом, *Hylocomium splendens* и *Dicranum polysetum* по окраинам болот, окруженных ельником;
- *typica*, самый обычный и широко распространенный – от средней Европы до Западной Сибири, во всех подзонах, кроме полосы крайнесеверной тайги;
- *Vaccinium uliginosum* – лапландско-двина-печорский вариант, где черника частично замещается более континентальной голубикой, а детерминантами служат *Cladina rangiferina* s. l. и *C. stellaris*, растущие на кочках.

Дифференциальные виды субассоциации *sphagnetosum fuscum* (сосняк ерниковый сфагновый) – *Betula nana*, *Carex pauciflora*, *Drosera rotundifolia*, *Oxycoccus microcarpus*, *Sphagnum fuscum*, *S. rubellum*; черника и *Carex globularis* нетипичны. В ней два варианта: среднетаежный *typica* по глубокой торфяной залежи, с обильной *Chamaedaphne calyculata* и без собственных детерминантов, и мелкозалежный северотаежный *Cladina rangiferina* с *Pinguicula villosa*, *Dicranum undulatum*, *Cladonia elongata* и *Mylia anomala*, с *Cladina* spp. на кочках [Кучеров, Кутенков, 2011 а, 2012].

Разнообразие выделенных синтаксонов представлено в виде продромуса, фрагмент которого для листовенничных лесов и редколесий приведен в Таблице 5. Распределение синтаксонов по градиентам влажности и богатства почвы отражено в виде схем эдафо-фитоценологических рядов [Сукачев, 1931] отдельно

**Таблица 4 – Дифференциация багульниковых сфагновых сосняков (*Sphagno angustifolii-Ledo-Pinetum*)** [Кучеров и др., 2008, 2009 а; Кучеров, Кутенков, 2011 а, 2012]

Вид	Ярус	Subass. typicum (средняя тайга)			Subass. sphagnetosum fusci (северная тайга)	
		Eq.sylv	typica	Vacc.uli	typica	Clad.rangif
<i>Equisetum sylvaticum</i>	c	<b>3 61</b>	3	-	1 12	2
<i>Hylocomium splendens</i>	d	4 52	13	1 9	7	3 28
<i>Polytrichum commune</i>	d	<b>8 50</b>	6 37	3 55	2 12	<b>1 28</b>
<i>Sphagnum russowii</i>	d	<b>9 48</b>	<b>8 37</b>	<b>11 45</b>	13	<b>6 55</b>
<i>Cladina rangiferina</i> s. 1.	d	18	17	1 73	15	<b>4 81</b>
<i>C. stellaris</i>	d	2	7	1 52	3	2 55
<i>Betula nana</i>	b	1 16	2 28	2 21	4 65	<b>8 85</b>
<i>Sphagnum fuscum</i>	d	16	8	1 15	<b>19 75</b>	<b>32 79</b>
<i>Pinus sylvestris</i>	a1	<b>37 100</b>	<b>41 100</b>	<b>40 100</b>	<b>35 100</b>	<b>20 100</b>
<i>Vaccinium myrtillus</i>	c	<b>16 93</b>	<b>9 83</b>	<b>6 91</b>	5 75	3 79
<i>Carex globularis</i>	c	<b>9 93</b>	<b>9 85</b>	<b>8 85</b>	2 40	5 47
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	c	<b>7 77</b>	<b>12 85</b>	<b>9 82</b>	<b>14 97</b>	4 28
<i>Eriophorum vaginatum</i>	c	4 82	<b>8 92</b>	3 73	<b>12 100</b>	5 91
<i>Vaccinium uliginosum</i>	c	<b>5 82</b>	<b>7 92</b>	<b>24 100</b>	<b>9 78</b>	<b>12 98</b>
<i>Ledum palustre</i>	c	<b>16 80</b>	<b>15 87</b>	<b>11 76</b>	<b>11 82</b>	<b>10 87</b>
<i>Empetrum nigrum</i> s. 1.	c	3 45	2 48	6 67	3 40	<b>13 96</b>
<i>Sphagnum magellanicum</i>	d	<b>9 68</b>	<b>11 73</b>	5 39	<b>20 88</b>	3 28
<i>S. angustifolium</i>	d	<b>46 91</b>	<b>52 88</b>	<b>32 85</b>	<b>49 92</b>	<b>28 77</b>
<i>Pleurozium schreberi</i>	d	7 89	6 78	<b>12 94</b>	2 58	<b>9 87</b>
Подзона тайги		средняя	все	северная	средняя	северная
Долготный сектор		КК	КК	ДП	все	все
Часть болотного массива		краевая			центральная	
Средняя мощность торфа, см		50	68	50	130	75
Число описаний		44	60	33	60	47

Примечания. Варианты: Eq.sylv – *Equisetum sylvaticum* (окраины болотных массивов), Vacc.uli – *Vaccinium uliginosum*, Clad.rangif – *Cladina rangiferina*. Долготные секторы: ДП – Двино-Печорский. Прочее как в Таблице 3.

для каждой из формаций и подзон (рисунки 3, 4; в подписи к рисунку 3 приведены названия всех выделенных синтаксонов сосновых лесов). Схемы существенно отличаются от подзоны к подзоне как по набору синтаксонов, так и по своей структуре, на что указывал еще Ю. Д. Цинзерлинг [1932]. В них добавлены дополнительные ряды заболачивания, а также литосерии – отдельно на силикатных и на карбонатных породах. Особенно демонстративны отличия, наблюдаемые в крайнесеверной тайге сравнительно с «типичной» южной полосой северотаежной подзоны. Структура схемы существенно упрощается, вплоть до

**Таблица 5 – Продромус растительности светлохвойных лесов средней и северной тайги Европейской России (фрагмент)**

**II. Формация *Lariceta (L.) sibiricae* – восточноевропейско-западно- и южносибирские лиственничные (л.) леса и редколесья.**

**IIА. Субформация *Lariceta sibiricae subalpina* – восточноевропейско-западносибирские предтундровые и подгольцовые лиственничные редколесья.**

**IIА.І. Группа ассоциаций (Гр. асс.) *Lariceta cladiosa subalpina* – лиственничные редколесья (л. р.) лишайниковые.**

52–55. *Stereocaulo-Cladino-Laricetum (L.)* – лиственничник (л.) лишайниковый.

52. Subass. *armerietosum*.

Subass. *betuletosum nanae* – л. ерниковый лишайниковый.

53. Var. *typica*.

54. Var. *Carex rupestris* – л. осочково-ерниковый лишайниковый.

55. Var. *Vaccinium myrtillus* – л. чернично-ерниковый лишайниковый.

**IIА.ІІ. Группа ассоциаций *Lariceta hylocomiosa subalpina* – лиственничные редколесья зеленомошные.**

56–57. *Hylocomio-Betulo nanae-L.* – Л. ерниковый зеленомошный.

56. Subass. *typicum*.

57. Subass. *rubetosum arcticum* – л. ерниковый «долгомошный».

**IIА.ІІІ. Гр. асс. *Lariceta herbosa subalpina* – л. р. травяные.**

58–60. *Bistorto-Geranio-L.* – Л. горцово-гераневый.

58. Subass. *calamagrostietosum langsdorffii*.

59. Subass. *avenelletosum*.

60. Subass. *anthoxanthesum alpini*.

**IIА.ІV. Гр. асс. *Lariceta sphagnosa subalpina* – л. р. сфагновые.**

61. *Sphagno-Betulo nanae-L.* – Л. ерниковый сфагновый.

**IIВ. Субформация *Lariceta sibiricae boreales* – восточноевропейско-западносибирско-алтае-саянские таежные лиственничные леса.**

**IIВ.І. Гр. асс. *Lariceta hylocomiosa* – лиственничники (л.) зеленомошные.**

62. *Ledo-L. sibiricae* – л. багульниково-брусничный.

63–65. *Hylocomio-Vaccinio-L.* – Л. зеленомошный.

63. Subass. *empetretosum* – л. воронично-брусничный.

64. Subass. *typicum* – л. брусничный.

65. Subass. *myrtilletosum* – л. черничный.

**IIВ.ІІ. Гр. асс. *Lariceta herboso-hylocomiosa* – л. травяно-зеленомошные.**

66–68. *Rubo saxatili-Vaccinio-L.* – Л. костянично-брусничный.

66. Subass. *gymnocarpietosum* – л. папоротничково-черничный.

67. Subass. *typicum*.

68. Subass. *juniperetosum*.

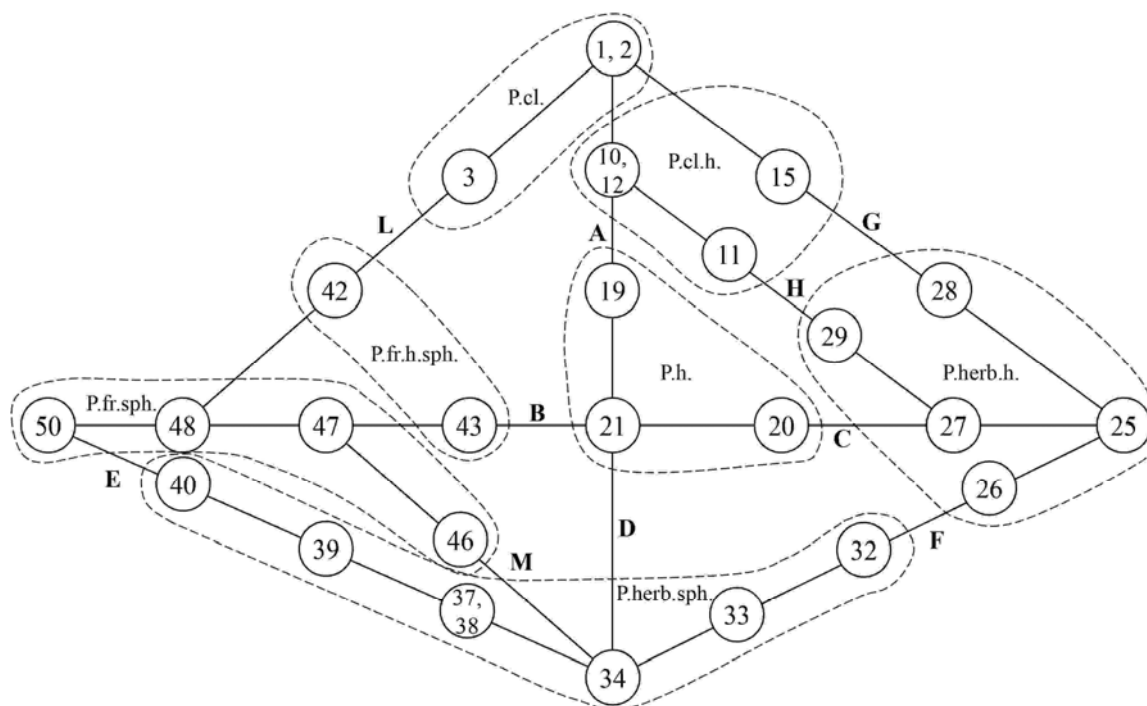
**IIВ.ІІІ. Гр. асс. *Lariceta herbosa* – л. травяные.**

69–71. *Aconito-L.* – Л. аконитовый.

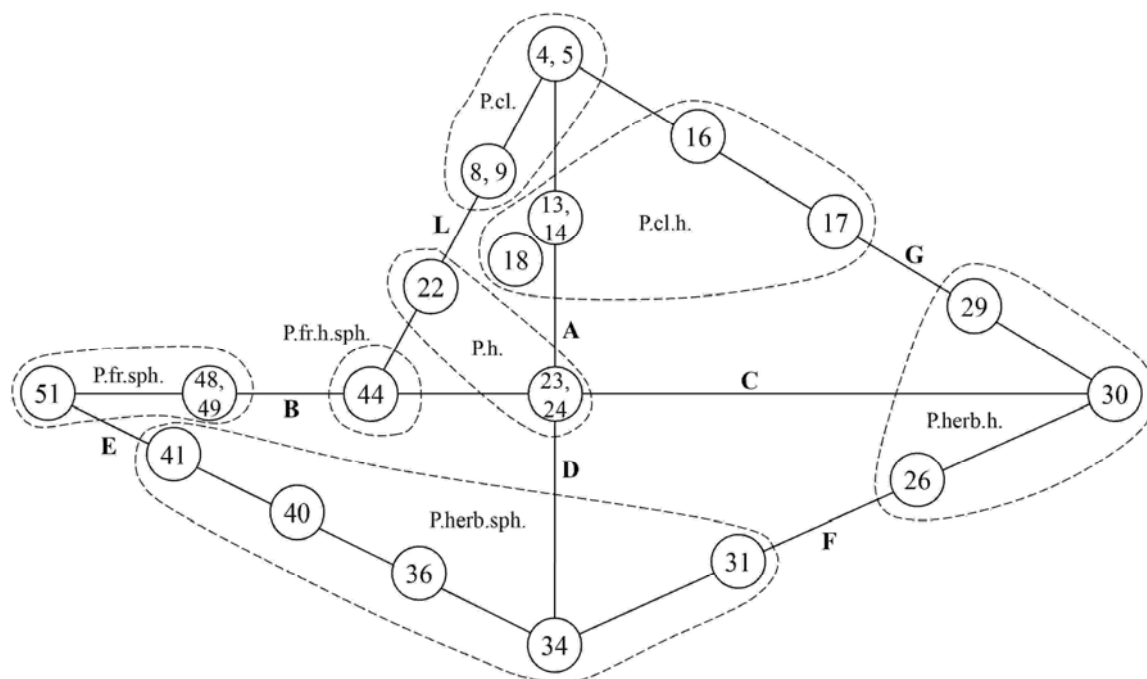
69. Subass. *spiraetosum medii*.

70. Subass. *typicum*.

71. Subass. *calamagrostietosum langsdorffii* – л. высоковейниково-аконитовый.

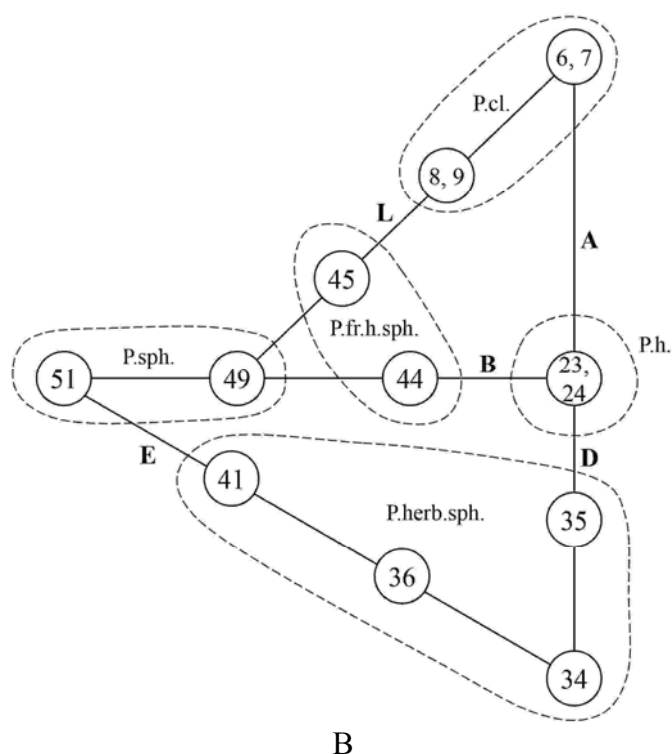


А



Б

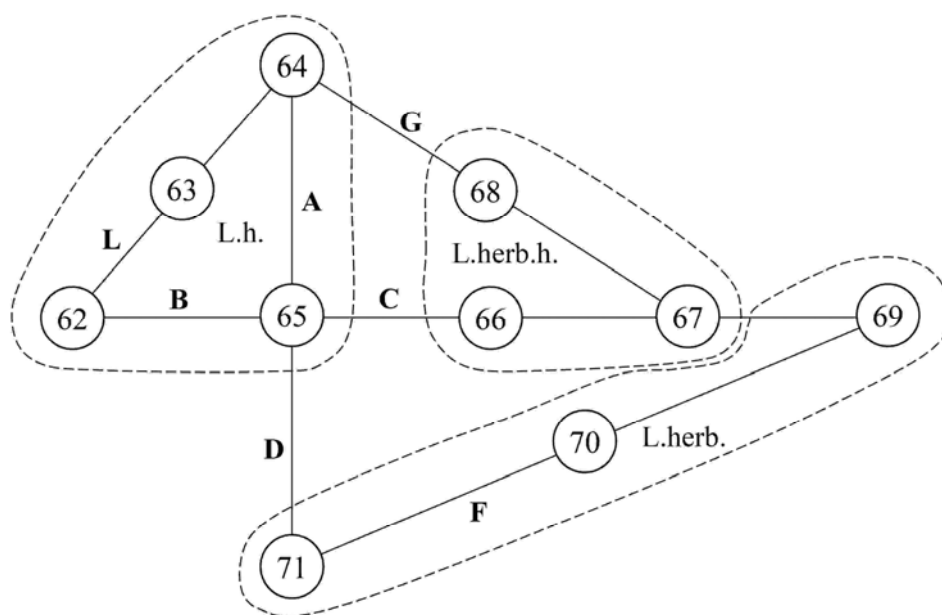
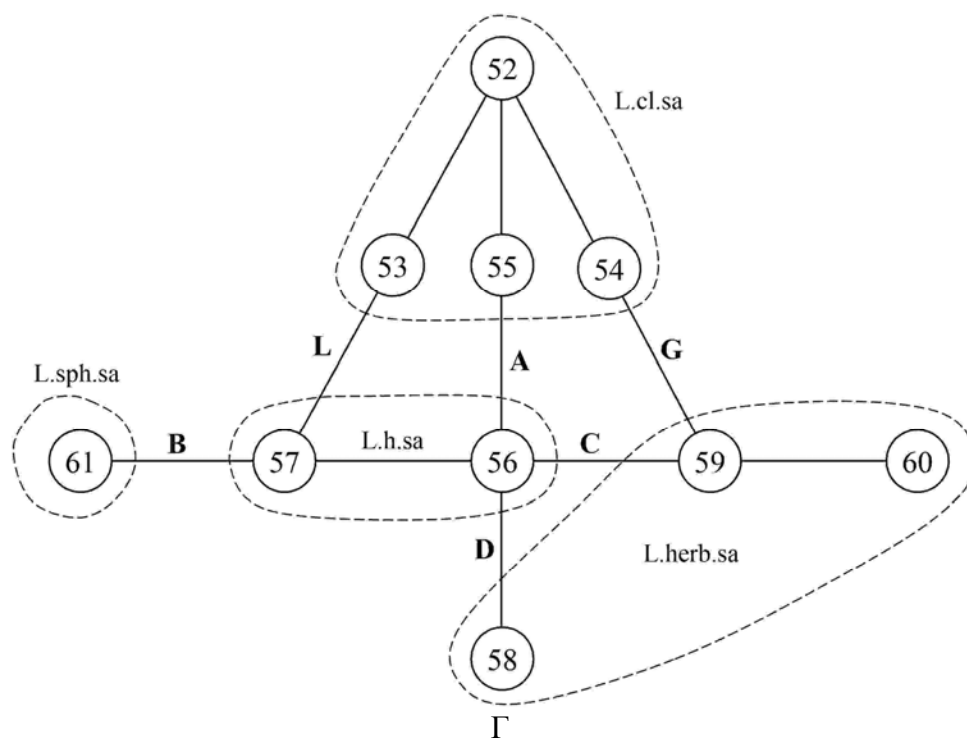
Рисунок 3. Эдафо-фитоценотические ряды синтаксонов сосновых лесов: А – средняя, Б – северная, В – крайнесеверная тайга. По вертикали – ось увлажнения, по горизонтали – ось богатства почв [Сукачев, 1931]. Ряды: А – на бедных почвах недостаточного увлажнения, В – олиготрофного, Е – активного и М – начального мезотрофного, F – мезоэвтрофного заболачивания, D – проточного переувлажнения, С, Н – на богатых почвах среднего и недостаточного увлажнения, G – литосерия на карбонатных, L – на силикатных скалах.



B

Группы ассоциаций (окопированы штриховой линией): P.cl. – Pineta cladinosa, P.cl.h. – Pineta cladinoso-hylocomiosa, P.h. – Pineta hylocomiosa, P.herb.h. – Pineta herboso-hylocomiosa, P.herb.sph. – Pineta herboso-sphagnosa, P.fr.h.sph. – Pineta fruticoso-sphagno-hylocomiosa, P.fr.sph. – Pineta fruticoso-sphagnosa. СИНТАКСОНЫ: 1, 2 – Cladino-Pinetum (P.) typicum, 3 – polytrichetosum; 4, 5 – Empetro-Cladino-P. typicum, 6, 7 – betuletosum czerepanovii, 8, 9 – arctoparmelietosum; 10–12 – Vaccinio-P.; 13, 14 – Empetro-Vaccinio-P.; 15 – Thymo-Arctostaphylo-P.; 16 – Astragalo danici-Arctostaphylo-P. typicum, 17 – vaccinietosum; 18 – Empetro-P., 19 – Myrtillo-P. vaccinietosum, 20 – calamagrostietosum arundinaceae, 21 – typicum; 22 – Empetro-Myrtillo-P. linnaetosum, 23, 24 – typicum; 25 – Oxalido-P.; 26 – Gymnocarpio-P.; 27 – Calamagrostio arundinaceae-P. rubetosum saxatili, 28 – cotoneasteretosum melanocarpi; 29 – Rubo saxatili-Vaccinio-P. calamagrostietosum epigeii, 30 – atragenetosum; 31 – Sphagno girgensohnii-Equiseto-P. betuletosum nanae, 32 – typicum, 33 – calamagrostietosum phragmitoidis; 34 – Sphagno warnstorffii-Carici cespitosae-P. typicum, 35–37 – molinietosum, 38 – bistortaetosum; 39 – Menyantho-P. calamagrostietosum phragmitoidis, 40 – typicum, 41 – eriophoretosum vaginati; 42 – Sphagno russowii-Myrtillo-P.; 43, 44 – Polytricho-Ledo-P.; 45 – Sphagno fusci-Empetro-P.; 46 – Sphagno girgensohnii-Myrtillo-P.; 47–49 – Sphagno angustifolii-Ledo-P. typicum, 50–51 – sphagnetosum fusci.

В кружках через запятую даны номера экологически равноценных географических вариантов.



Д

Рисунок 4. Эдафо-фитоценологические ряды синтаксонов лиственничных лесов и редколесий: Г – предтундровые и подгольцовые редколесья, Д – средне и северотаежные леса.

Группы ассоциаций: L.cl.sa – *Lariceta cladinos* subalpina, L.h.sa – *Lariceta hylocomiosa* subalpina, L.herb.sa – *Lariceta herbosa* subalpina, L.sph.sa – *Lariceta sphagnosa* subalpina, L.h. – *Lariceta hylocomiosa*, L.herb.h. – *Lariceta herboso-hylocomiosa*, L.herb. – *Lariceta herbosa*. Нумерация синтаксонов соответствует фрагменту продромуса в таблице 5. Прочие обозначения как на рисунке 3.

«выпадения» целых рядов, в первую очередь на дренированных почвах повышенного богатства. Крайнесеверная тайга и ее высотные аналоги также характеризуются свойственными только им синтаксонами, которые не встречаются южнее либо в нижележащих высотных поясах. В их числе *Empetro-Cladino-Pinetum betuletosum szerepanovii* (см. выше), вороничные зеленомошно-сфагновые сосняки гор Кольского п-ова (*Sphagno fusci-Empetro-P.* [Кучеров, Кутенков, 2012]) и все 10 синтаксонов лиственничных редколесий Полярного и Приполярного Урала [Кучеров, Зверев, 2010]. Вахтовые сосняки в крайнесеверной тайге полностью замещаются пушицевыми сфагновыми [Кучеров, Кутенков, 2011 б]; травяные ельники в поймах рек – сфагновыми ельниками, а на дренированных почвах водоразделов появляются зеленомошные ельники с ярусом *Betula nana* [Юдин, 1954 а]. Все это побуждает выделять крайнесеверную тайгу в качестве отдельного зонального выдела (в ранге полосы), подлежащего картированию, как это делают геоботаники Сыктывкарской школы [Лященко, 1954; Юдин, 1954 а; Мартыненко, 1999; Дегтева и др., 2001; Бобкова, Патов, 2006; и др.].

По характеру широтного распространения, среди сосняков в равной мере представлены типы, свойственные только средней тайге, южной полосе северной тайги вместе со средней тайгой либо всей северной тайге (по 10 синтаксонов). Несколько меньше типов (8) встречается не только в средней, но и в южной тайге; в их числе сосняки кисличные, бруснично- и вейниково-черничные. По 3–5 синтаксонов присуще отдельным полосам северотаежной подзоны, а также всем подзонам, кроме полосы крайнесеверной тайги. В числе последних – «типичные» багульниковые сфагновые (см. выше) и черничные сфагновые сосняки. Только один синтаксон объединяет всю северную тайгу со средней, не распространяясь южнее: это «типичные» болотно-ключевые сосняки (*Sphagno warnstorffii-Carici cespitosae-P. typicum*) [Кучеров, Кутенков, 2011 б, 2012; Кучеров, Зверев, 2012, 2014; Кучеров, 2013 а, 2013 б, 2014].

Всем типам лиственничных редколесий свойственны крайнесеверотаежные ареалы (см. выше). Среди таежных лиственничников 4 синтаксона представлены в средней тайге и в южной полосе северной тайги, по два – во всей северной тайге, только в ее южной полосе либо во всех подзонах (включая южную тайгу), кроме полосы крайнесеверной тайги. Последний тип ареала свойствен лиственничникам черничным (*Hylocomio-Vaccinio-Laricetum (L.) myrtilletosum*) и логовым аконитовым (*Aconito-L. typicum*) [Кучеров, Зверев, 2010, 2011].

По долготному распространению, 15 синтаксонам сосняков из 51 свойственны протяженные центрально- и восточноевропейско-западносибирские либо даже восточноевропейско-сибирские ареалы. Это сосняки бруснично- и вейниково-черничные, багульниковые сфагново-зеленомошные, вахтовые, большинство синтаксонов в составе ассоциации сосняков багульниковых сфагновых, «восточные» варианты воронично-лишайниковых, воронично-брусничных и воронично-черничных сосняков. Остальные 36 синтаксонов характеризуются различными типами европейских ареалов, в том числе 14 – северно- либо южно-

фенноскандскими (сосняки на силикатных скалах, чабрецово-толокнянковые и молиниевые), еще 6 – двино-печорскими либо двино-печорско-уральскими (сосняки на гипсах, вахтово-горцовые, «восточный» вариант сосняков брусничных) [Кучеров, Кутенков, 2011 б, 2012; Кучеров, Зверев, 2012, 2014; Кучеров, 2013 а, 2013 б, 2014].

Среди листовенничных редколесий 4 синтаксона эндемичны для Урала, по 3 являются двино-печорско-западносибирскими либо уральско-западносибирскими. Из 10 синтаксонов таежных листовенничников 3 – также двино-печорско-западносибирские (из них один – *Ledo-L. sibiricae*– с предположительно дизъюнктивным ареалом [Кучеров, Чуракова, 2007, 2009; Кучеров, Зверев, 2010]), остальные 7 – двино-печорские либо двино-печорско-уральские, в том числе 2 – эндемики Пинежья (*Rubo saxatili-Vaccinio-L. juniperetosum*) либо Тимана (*Aconito-L. calamagrostietosum*) [Кучеров, Зверев, 2010, 2011].

По своему динамическому статусу 10 типов сосновых лесов (19%) являются топоэдафическими климаксами; в них сосна возобновляется под собственным пологом. Это сосняки брусничные и воронично-брусничные [Кучеров, 2013 б], вахтовые, пушицевые и (большей частью) багульниковые сфагновые [Кучеров, Кутенков, 2011 б, 2012]. Лишайниковые сосняки (8 синтаксонов из 9) можно считать одновременно топоэдафическими климаксами и пирогенными субклимаксами [Кучеров, Зверев, 2012]. Чабрецово-толокнянковые сосняки на доломитах, приморские вороничные, молиниевые и кольские вороничные зеленомошно-сфагновые выступают переходными от климаксов к топоэдафическим субклимаксам; возобновление древостоя в них заторможено тем или иным видом эрозии либо подтоплением. Сосняки на силикатных скалах либо гипсах (4 синтаксона) – топоэдафические [Кучеров и др., 2007 а; Кучеров, 2013 а, 2013 б], а багульниковые долгомошные сосняки [Кучеров, Кутенков, 2012] и лишайниковые толокнянковые редины [Кучеров, Зверев, 2012] (всего три синтаксона) – пирогенные субклимаксы. Сосняки черничные (*Myrtillo-P. typicum*) и воронично-черничные (*Empetro-Myrtillo-P. typicum var. typica*) в карельской части своих ареалов проявляют себя как климаксы [Кучеров, 2014], восточнее же быстро сменяются ельниками [Кучеров, 2013 б]. Все остальные типы сосняков также являются сериальными (кисличные, бруснично- и вейниково-черничные, хвощовые и черничные сфагновые; 8 синтаксонов) либо сочетают признаки сериальных сообществ и субклимаксов, где смена сосны елью заторможена внешними факторами. Таковы сосняки вейниковые, костянично-брусничные на песках, ключевые вахтово-горцовые и др. (также 8 синтаксонов) [Кучеров, Кутенков, 2011 б, 2012; Кучеров, 2013 а, 2013 б, 2014].

Среди листовенничников лишь два синтаксона можно считать топоэдафическими климаксами: это ерничково-зеленомошные и чернично-ерничково-лишайниковые редколесья. Все остальные типы подгольцовых редколесий (8), а также листовенничники багульниково-брусничные на северных склонах карстовых логов Пинежья и спирейно-аконитовые на известняковых останцах (всего 10 синтаксонов) – типичные топоэдафические субклимаксы. Признаки

топоэдафических климаксов и субклимаксов сочетаются у лиственничников можжевельниковых костянично-брусничных (*Rubus saxatilis-Vaccinio-L. juniperetosum*) на южных склонах карстовых логов, а логовые аконитовые лиственничники (*Aconitum-L. typicum*) могут проявлять себя как климаксовые либо сериальные. Лиственничники черничные (*Hylocomio-Vaccinio-L. myrtilletosum*) быстро сменяются ельниками. Во всех остальных типах зеленомошных, травяно-зеленомошных и травяных лиственничников (всего 5 синтаксонов) смена лиственницы елью заторможена внешними факторами [Кучеров, Чуракова, 2007, 2009; Кучеров, Зверев, 2010, 2011].

Для всех синтаксонов установлены синонимы в рамках систем эколого-фитоценотической классификации и финской типологии местообитаний, а также соответствия в системе синтаксонов школы И. Браун-Бланке. Примером послужит сосняк бруснично-черничный (*Myrtillo-P. vaccinietosum*) с активным возобновлением ели. В числе его диагностических видов *Diphasiastrum complanatum*, *Festuca ovina*, *Cladonia cornuta* s. l. и подрост сосны, характерные для сосняков брусничных, сочетаются с детерминантами ассоциации *Myrtillo-P.*, в том числе *Maianthemum bifolium*, *Lycopodium annotinum*, *Pyrola chlorantha*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Ptilium crista-castrensis*. Синтаксон известен из Карелии и Ленинградской обл. как *P. vaccinoso-myrtillosum* [Рутковский, 1933; Ниценко, 1960], из верховий Вычегды как *P. vaccinosum* либо *P. vaccinoso-herbosum* [Колесников, 1985], из Печорского Предуралья как *P. hylocomioso-vaccinosum* и *P. vaccinoso-myrtilloso-hylocomiosum* [Корчагин, 1940; Лащенко-ва, 1954; Мартыненко, 1999], из Швеции как *Pinus sylvestris-Vaccinium vitis-idaea-тип* [Påhlsson, 1994]. В системе И. Браун-Бланке именно этому синтаксону соответствует лектотип ассоциации *Vaccinio-Pinetum* (Caj. 1921) K.-Lund 1967 из Норвегии [Kielland-Lund, 1967: Table 1, syntaxon 1, relevé 2]. Как правило, *Vaccinio-Pinetum* ошибочно синонимизируют с брусничными борами [Dierßen, 1996; Морозова и др., 2008; Ermakov, Morozova, 2011]. На данном примере видно, что метод доминантно-флористической классификации способствует установлению более строгих соответствий между синтаксонами, выделенными с помощью методов школ В. Н. Сукачева и И. Браун-Бланке.

## **Глава 5. Зависимость сообществ светлохвойных лесов и слагающих их видов от климатических факторов**

Всем выделенным типам сосняков и лиственничников свойственны определенные закономерности распространения в зависимости от климатических факторов, что отражают широтные и долготные ареалы соответствующих синтаксонов (см. выше). Эти закономерности подтверждаются и на уровне видов, слагающих сообщества, и во многом определяются распределением этих видов по градиентам соответствующих факторов, что удалось проследить на материале сосновых лесов.

В рамках гипотезы линейных зависимостей ПП видов от климатических факторов (см. выше) наиболее сильные ( $r^2$  0,7\*–0,8\*) негативные связи с факто-

рами теплообеспеченности лета ( $GDD > 10$  и  $R$ ) в сосняках средней и северной тайги Европейской России наблюдаются у гипоарктических, аркто- и гипоаркто-бореальных субгекистотермов [Du Rietz, 1921; Юрцев, 1966, 1968; Юрцев и др., 1978] – *Empetrum hermaphroditum* (рисунок 5, А), *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Betula nana*, *Saussurea alpina*, *Ptilidium ciliare*, *Nephroma arcticum* и др., – особенно близ южных границ их ареалов [Кучеров, 2013 в, 2013 е].

Столь же сильные позитивные зависимости от этих факторов ( $r^2$  0,6\*–0,8\* в зависимости от группы ассоциаций) проявляет сосна *Pinus sylvestris* в составе древостоя (рисунок 6, А). Этим подтверждается давно известный в лесоводстве [Сукачев и др., 1938; Ткаченко, 1952] факт снижения сомкнутости лесов с увеличением географической широты.

Позитивные связи с факторами теплообеспеченности у бореальных микро-термов из состава «свиты» ели в большинстве случаев носят умеренный характер ( $r^2$  0,5–0,6; рисунки 5, Б и 6, Б), равно как и зависимости видов от факторов океанности / континентальности климата. Последнее объясняется как небольшой амплитудой значений самих этих факторов в пределах региона (так, значения  $K$  изменяются от 32 до 46; Таблица 1), так и спецификой формации сосняков. В ней основную роль, в отличие от ельников, играют не климатические, а топоэдафические климаксы и субклимаксы; поэтому на многие виды растений эдафические факторы должны оказывать большее влияние, чем климатические.

В составе комплекса субконтинентальных видов преобладают бореальные (*Pinus sibirica*, *Larix sibirica*, *Rosa acicularis*, *Luzula pilosa*, *Chamaedaphne calyculata*) и бореально-полизональные (*Calamagrostis epigeios*) микро-термы с протяженными евразийскими либо евросибирскими ареалами. К субконтинентальным видам относится и *Pinus sylvestris* в составе древостоя (рисунок 7, Б).

Комплекс субокеанических видов намного более разнороден. Наряду с *Calluna vulgaris* и *Molinia caerulea* в него входят одновременно *Convallaria majalis* и *Empetrum hermaphroditum* (рисунок 7, А).

Умеренно сильные позитивные связи с продолжительностью безморозного периода отмечены для ПП несколько большего числа видов по сравнению с таковыми, проявляющими негативные связи. Это почти исключительно бореальные микро-термы; лишь несколько видов (*Frangula alnus*, *Fragaria vesca*) можно отнести к субмикро-термам с бореонеморальным ареалом [Кучеров, 2013 в].

Среди видов с негативной зависимостью от относительной влажности воздуха июля более сильными связями ( $r^2$  0,6) выделяются *Vaccinium vitis-idaea* (евразийский вечнозеленый психромезофит) и *Ptilium crista-castrensis* (циркумбореальный лесной мох) в сосняках вейниковых и костянично-брусничных.

Реакция видов на изменения климатических факторов может меняться под влиянием ландшафтных условий, чем объясняется «вылет» отдельных выборочных средних за границы доверительных интервалов (см. рисунки 5–7). Зависимость ПП видов от факторов теплообеспеченности может быть опосредована химическим составом почвообразующих пород и богатством почв, от факторов

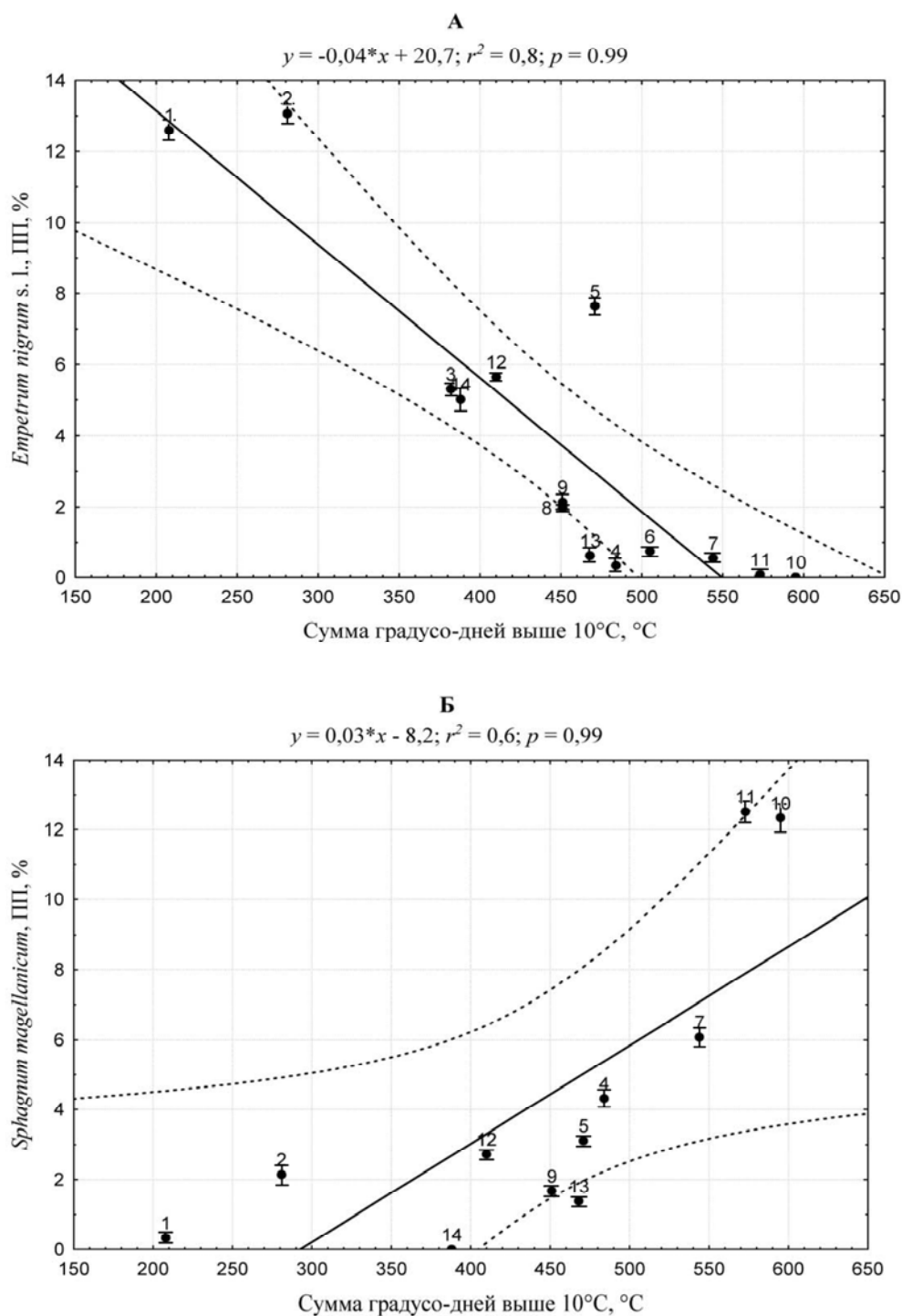


Рисунок 5. Зависимости проективного покрытия (ПП) растений от суммы градусо-дней выше 10°C: А – субгексотерма *Empetrum nigrum* s. l. в общей выборке сосновых лесов (негативная), Б – микротерма *Sphagnum magellanicum* в сосняках вахтовых (позитивная). На графиках: непрерывная прямая – линия регрессии; штриховые линии – границы доверительных интервалов. Точки – выборочные средние ПП видов для изученных пунктов: 1, 3, 4, 9 – заповедники «Лапландский», «Костомукшский», «Кивач», «Пинежский»; 2 – южный берег губы Чупа; 5 – район г. Онега; 6, 7 – северная и южная части НП «Кенозерский», 8 – верховья р. Кулой; 10 – среднее течение р. Устья, 11 – низовья р. Вычегды, 12 – район п. Нижний Одес, 13, 14 – Якшинский и Верхнепечорский участки заповедника «Печоро-Илычский». Сверху над графиками – уравнения регрессий;  $r$  – коэффициент корреляции;  $p$  – доверительный интервал [Кучеров, 2013 в, 2015 б, 2016 а].

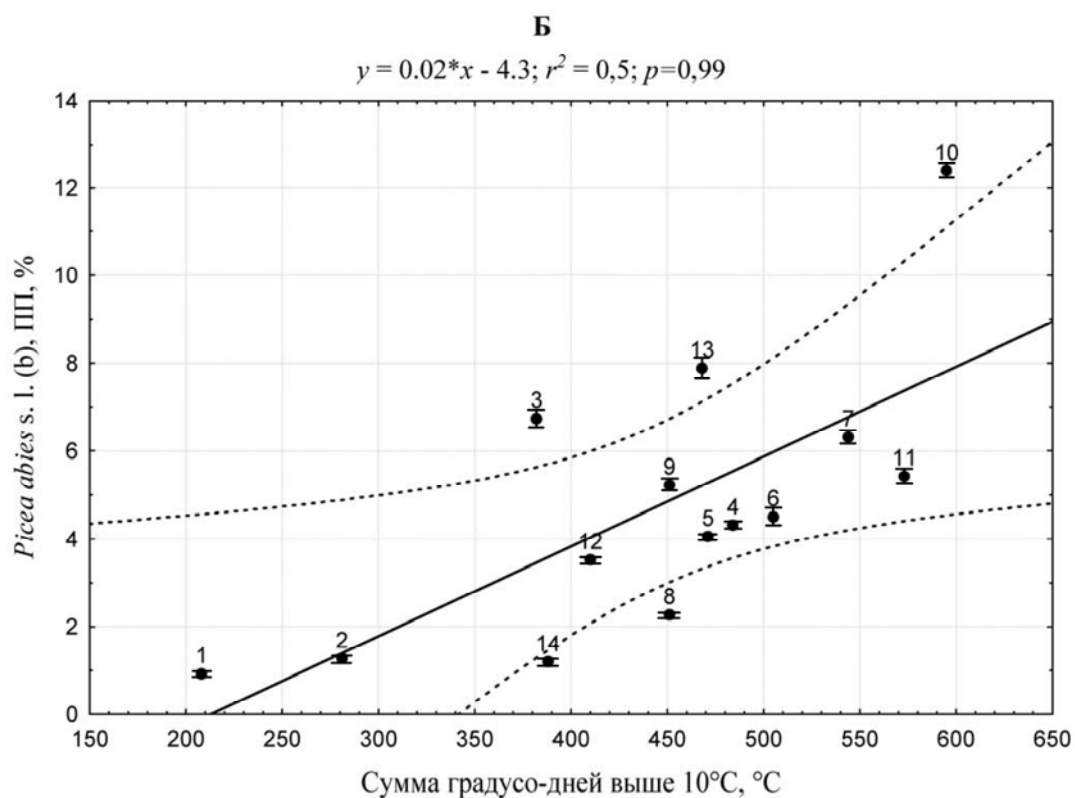
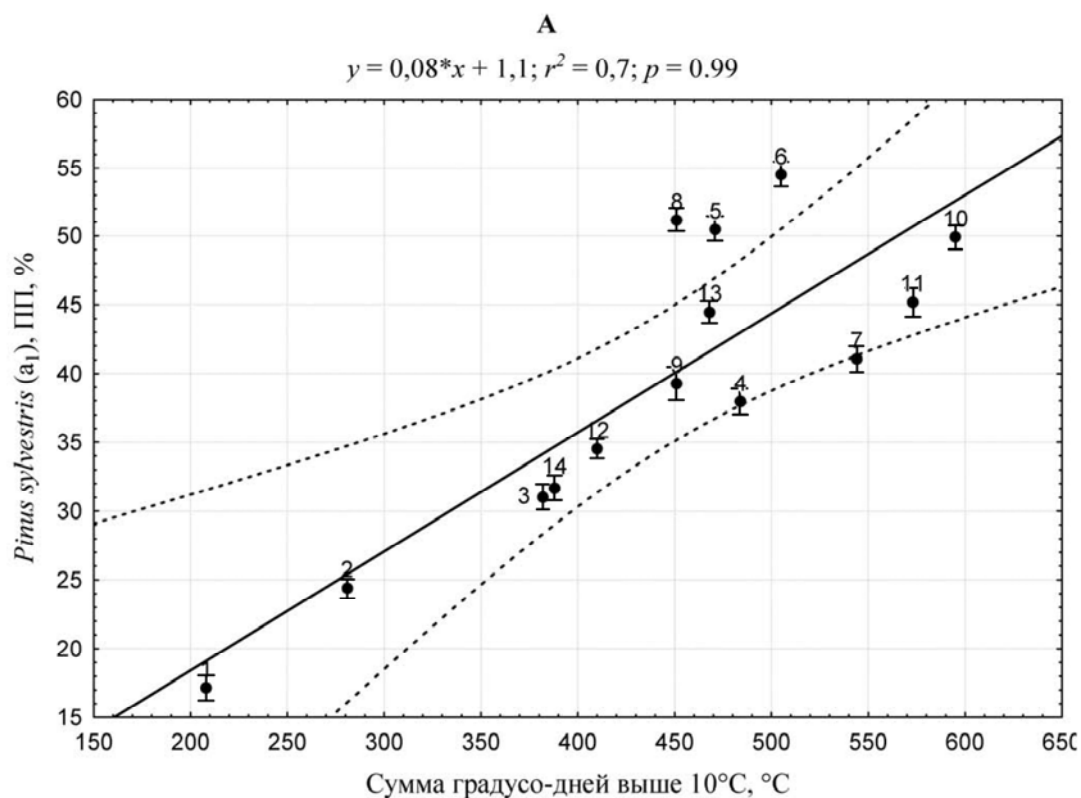


Рисунок 6. Позитивные зависимости ПП доминантов древесного яруса и яруса подроста (микротермов) от суммы градусо-дней выше 10°C в общей выборке сосновых лесов (°C): А – *Pinus sylvestris* ( $a_1$  – 1-й ярус древостоя), Б – *Picea abies* s. l. (b – подрост). Обозначения как на рисунке 5.

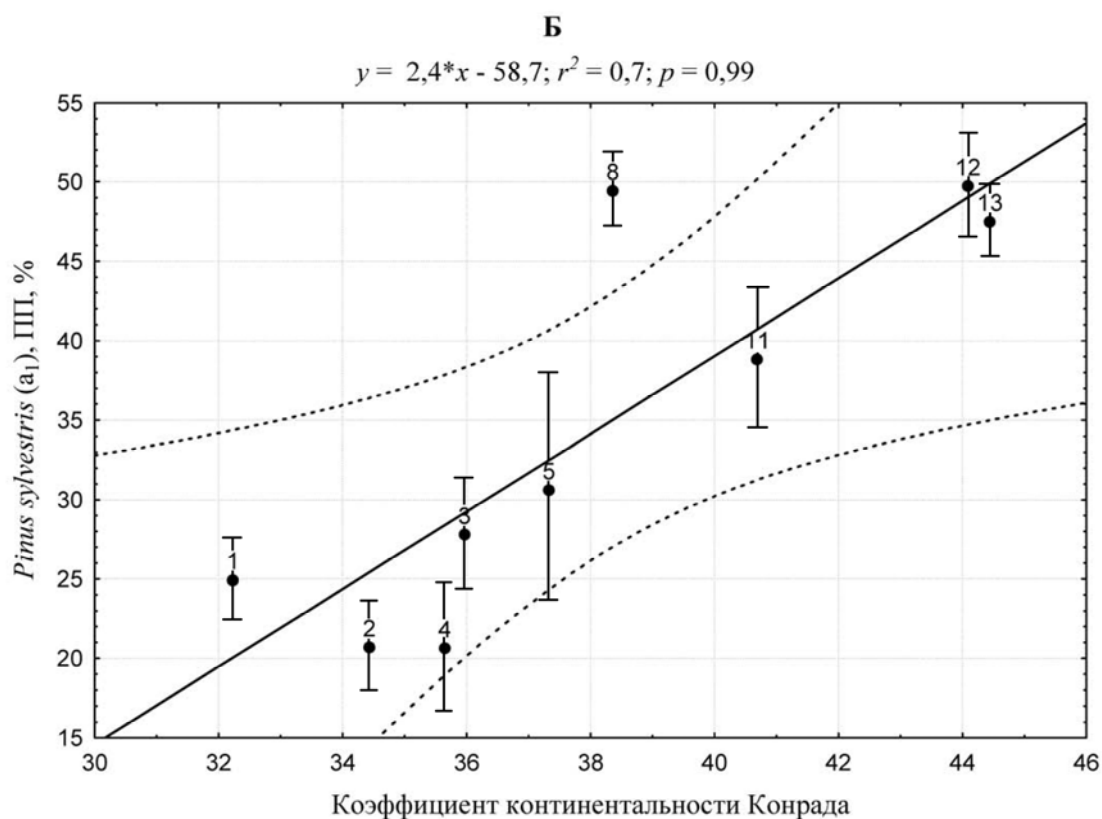
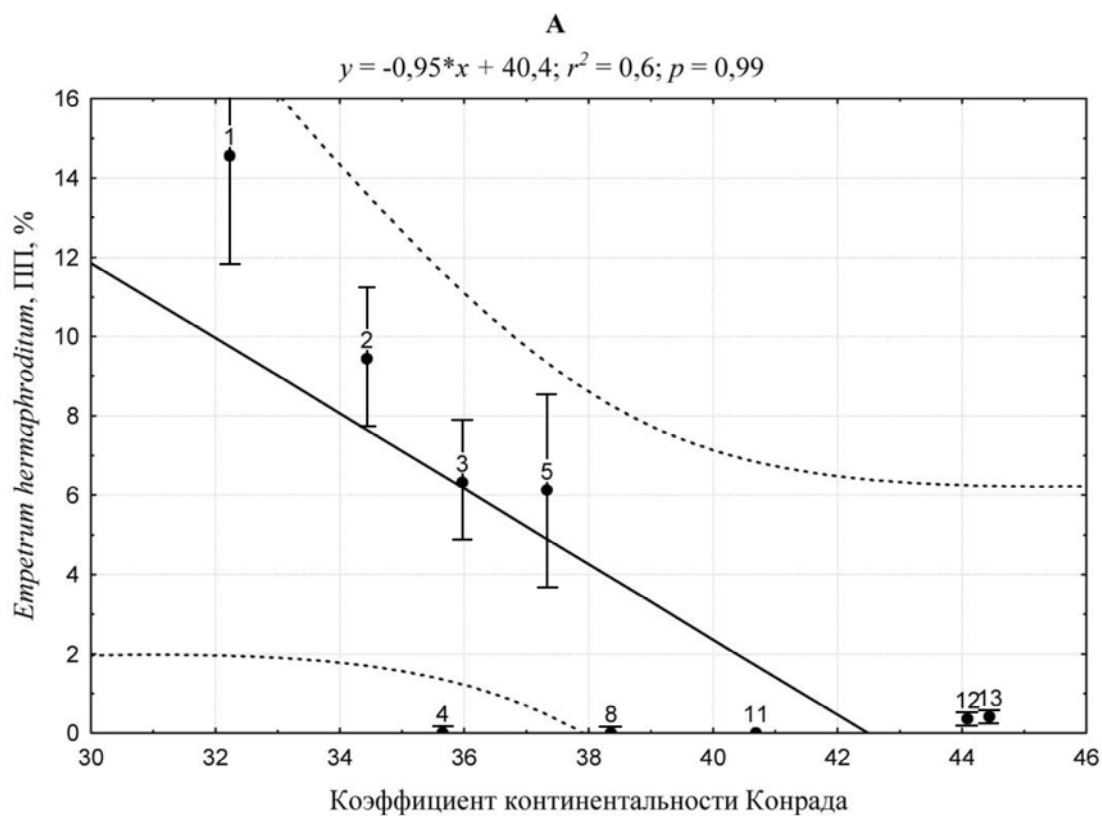


Рисунок 7. Зависимости проективного покрытия растений в сосняках лишайниковых от коэффициента континентальности Конрада: А – субокеанического вида *Empetrum hermaphroditum* (негативная), Б – субконтинентального вида *Pinus sylvestris* (ярус а<sub>1</sub>; позитивная). Обозначения как на рисунках 5, 6.

океаничности / континентальности климата – также влиянием пожаров, внутриландшафтной приуроченностью и водным режимом сообществ.

Многие бореальные виды вдали от границ ареалов оказываются климатически нейтральными. Эти виды находятся вблизи от своего эколого-ценотического оптимума, где их постоянство и покрытие максимальны [Раменский и др., 1956]. И на них приходится от 1/2 до 3/4 состава ценофлоры сосновых лесов. К нейтральным относятся *Vaccinium vitis-idaea*, *Cladina stellaris*, *C. arbuscula* s. l. и *C. rangiferina* s. l. в сосняках лишайниковых и брусничных; *Vaccinium myrtillus*, *Melampyrum pratense*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum* – в черничных; *Oxalis acetosella*, *Melica nutans*, *Carex digitata*, *Solidago virgaurea*, *Rhytidiadelphus triquetrus* – в вейниковых и костянично-брусничных; *Bistorta major*, *Rumex acetosa* и *Sphagnum warnstorffii* – в болотно-ключевых; *Ledum palustre* – в багульниковых, *Equisetum sylvaticum* и *Sphagnum girgensohnii* во всех типах заболоченных сосняков. Нейтральность в отношении климатических факторов характерна и для *Menyanthes trifoliata*, *Equisetum fluviatile*, *Comarum palustre*, *Carex rostrata*, *C. chordorrhiza*, а также *Sphagnum fallax* и других видов западных мхов в заболоченных сосняках [Кучеров, 2013 в, 2013 е, 2015 б].

В приземных ярусах сообществ зависимость от климатических факторов более выражена у ассектаторов, чем у нейтральных доминантов. В частности, многие «спутники» *Vaccinium myrtillus* из числа видов таежного мелкотравья демонстрируют более сильные связи, чем сама черника. Вдали от границ ареалов виды неодинаково реагируют на климатические факторы в различных группах ассоциаций сосняков. Вблизи от границ ареалов виды обычно единообразно реагируют на рассматриваемые факторы во всех группах ассоциаций.

## **Глава 6. Зависимость сообществ светлохвойных лесов и слагающих их видов от почвообразующих пород и гранулометрического состава почв**

Широтные и долготные ареалы синтаксонов как сосняков, так и лиственничников во многих случаях обусловлены не только климатически, но также приуроченностью сообществ к почвообразующим породам разного химического состава – силикатным, карбонатным, сульфатным либо ультраосновным.

Только на силикатных породах встречаются 25 (почти половина) синтаксонов сосняков, в их числе фенноскандские скальные лишайниковые и воронично-лишайниковые, брусничные и воронично-черничные, а также приморские вороничные [Кучеров и др., 2009 а, 2010 а; Кучеров, 2012 б, 2013 б; Кучеров, Зверев, 2012]. Из заболоченных лесов только в силикатных ландшафтах произрастают сосняки вахтовые и большинство типов кустарничково-сфагновых [Кучеров, Кутенков, 2011 б, 2012]. Как на силикатах, так и на карбонатах отмечено 7 синтаксонов, столько же встречается на силикатах и гипсах. Только к карбонатным породам (либо к их болотно-ключевым аналогам) приурочены 6 синтаксонов, еще два – к карбонатам и сульфатам, а один (*Astragalus danici*-*Arctostaphylo-*

*P. vaccinietosum*) – лишь к последним [Кучеров и др., 2007 а, 2007 б; Кучеров, Чуракова, 2007, 2009; Кучеров, Кутенков, 2011 б]. Всем типам пород свойственны три синтаксона сосновых лесов, в их числе сосняки вейниково- и бруснично-черничные [Кучеров, Кутенков, 2012; Кучеров, 2013 б, 2014].

Среди листовенничных редколесий Полярного Урала выделяются типы, тяготеющие к ультраосновным породам – дунитам и перидотитам. Это осочково-ерниково-лишайниковые (*Stereoscaulo-Cladino-L. betuletosum* var. *Carex rupestris*) и душистоколосково-горцово-гераневые (*Bistorto-Geranio-L. anthoxanthesetosum*) редколесья, приуроченные соответственно к верхней границе леса и к горно-лесному поясу. Прочие типы редколесий встречаются на силикатных породах от кислых до основных (7 синтаксонов), ерниково-зеленомошные – также на известняках [Сочава, 1927; Непомилуева, 1984; Кучеров, Зверев, 2010].

Из таежных листовенничников только к силикатным отложениям в поймах рек Тимана приурочены высоковейниково-аконитовые (*Aconito-L. calamagrostietosum*), только к известняковым останцам и обнажениям – реликтовые спирейно-аконитовые (*Aconito-L. spiraeetosum medii*), только к южным склонам сульфатно-карстовых логов Пинежья – можжевеловые костянично-брусничные (*Rubus saxatili-Vaccinio-L. juniperetosum*). По два синтаксона листовенничников представлены соответственно на силикатах и карбонатах, на силикатах и сульфатах, либо на карбонатах и сульфатах, три – на всех типах пород [Дылис, 1941; Кучеров, Чуракова, 2007, 2009; Кучеров, Зверев, 2012].

Сообщества светлохвойных лесов, строго приуроченные к карбонатам и/или сульфатам, флористически отличны от таковых на силикатных породах. В лишайниково-зеленомошной группе ассоциаций флористически бедные сосняки брусничные на песках Южной Карелии на доломитах сменяются чабрецово-толокнянковыми, где в числе диагностических видов сочетаются *Convallaria majalis*, *Thymus serpyllum* и *Tortella tortuosa*. Астрагалово-толокнянковые сосняки на гипсах Пинеги и Северной Двины характеризуются иными детерминантами. В их числе *Carex alba*, *Astragalus danicus*, *Saussurea alpina*, а также такие арктоальпийские ледниковые реликты, как *Dryas punctata*. В древостое выражена примесь *Larix sibirica* (Таблица 6) [Кучеров и др., 2007 а, 2007 б; Кучеров, Чуракова, 2007, 2009; Кучеров, 2013 б].

Аналогично, пирогенные зеленомошные листовенничники с темнохвойно-таежной флорой на силикатных супесях сменяются костянично-брусничными (на северных склонах логов – также багульниково-брусничными с *Arctous alpina*) в районах сульфатного карста. Каждой из этих карстогенных ассоциаций также свойственны свои специфичные детерминанты. В аконитовых листовенничниках флористически различны субассоциации *spiraetosum* на известняках, *typicum* в логах на разных типах пород и *calamagrostietosum* на голоценовых пойменных песках (Таблица 7) [Кучеров, Чуракова, 2007, 2009; Кучеров, Зверев, 2011].

Закономерности приуроченности синтаксонов светлохвойных лесов к силикатным, карбонатным либо сульфатным почвообразующим породам, как и

**Таблица 6 – Дифференциация лишайниково-зеленомошных сосняков средней и северной тайги Европейской России [Кучеров и др., 2007 а, 2007 б, 2009 а, 2010 а; Кучеров, Чуракова, 2007, 2009; Кучеров, 2013 б, 2014]**

Вид	Ярус	VP		EVP		TAP		AAP	
		v.typ.	v.typ.	v.typ.	v.typ.	typicum	vacc.	typicum	vacc.
<i>Pinus sylvestris</i>	b	<b>14 89</b>	<b>11 90</b>	3	58	3	38	33	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	c	4	77	<b>11 91</b>		25	-	-	
<i>Calluna vulgaris</i>	c	<b>7 87</b>	<b>5 82</b>		17		-	-	
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	c	2	<b>10 95</b>	3	42		13	17	
<i>Ledum palustre</i>	c	2	3	26		-	-	-	
<i>Thymus serpyllum</i> s. l.	c	-	-	<b>9 92</b>			25	-	
<i>Convallaria majalis</i>	c	2	1	<b>5 100</b>			-	-	
<i>Tortella tortuosa</i>	d	-	-	1	83		-	-	
<i>Juniperus communis</i> s. l.	b	6	10	<b>6 92</b>		<b>7 100</b>	<b>16 67</b>		
<i>Cotoneaster melanocarpus+antoninae</i>	b	-	-	<b>3 92</b>			25	50	
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	c	13	3	<b>20 92</b>		<b>25 100</b>	3	50	
<i>Rubus saxatilis</i>	c	-	3	3	100	3	88	<b>8 100</b>	
<i>Festuca ovina</i> s. l.	c	4	8	5	100	3	100	1	50
<i>Ditrichum flexicaule</i>	d	-	-	2	92		50	33	
<i>Lathyrus vernus</i>	c	-	-		50		13	100	
<i>Melica nutans</i>	c	-	-		50		25	83	
<i>Larix sibirica</i>	a	-	1	9		<b>10 88</b>	<b>10 100</b>		
<i>Salix arbuscula</i>	b	-	-		-	1	50	50	
<i>Saussurea alpina</i>	c	-	-		-	1	75	83	
<i>Astragalus danicus</i>	c	-	-		-	1	38	67	
<i>Carex alba</i>	c	-	-		-	<b>5 38</b>		50	
<i>Dryas octopetala</i> s. l.	c	-	-		-	1	50	33	
<i>Salix recurvigemmis</i>	b	-	-		-		13	50	
<i>Thalictrum kemense</i>	c	-	-		-		-	50	
<i>Pinus sylvestris</i>	a1	<b>56 100</b>	<b>47 100</b>	<b>19 100</b>		<b>36 100</b>	<b>42 100</b>		
<i>Picea abies</i> s. l.	b	2	55	2	65		75	100	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	c	<b>29 100</b>	<b>26 100</b>	<b>8 83</b>		<b>13 75</b>	<b>25 100</b>		
<i>Cladina arbuscula</i> s. l.	d	<b>9 91</b>	<b>7 83</b>	<b>13 100</b>		<b>5 88</b>	2	83	
<i>C. rangiferina</i> s. l.	d	<b>15 96</b>	<b>13 86</b>	<b>10 83</b>		1	75	-	
<i>Pleurozium schreberi</i>	d	<b>57 100</b>	<b>51 100</b>	<b>28 92</b>		<b>35 88</b>	<b>44 100</b>		
<i>Hylocomium splendens</i>	d	1	47	5	47	<b>19 100</b>	<b>18 100</b>	<b>30 67</b>	
Подзона тайги		ср	сев	ср		сев		сев	
Почвообразующие породы		С	С	К		Г, К		Г	
Экспозиция склона		все	все	все		все		S	
Число описаний		47	77	12		8		6	

Примечания. VP v.typ. – Vaccinio-Pinetum (P.) var. typica, EVP v.typ. – Empetro-Vaccinio-P. var. typica, TAP – Thymo-Arctostaphylo-P.; AAP – Astragalo danici-Arctostaphylo-P.: vacc. – vaccinetosum. Подзоны тайги: с – северная, ср – средняя. Породы: С – силикатные, К – карбонатные, Г – гипсы. Прочее как в Таблице 3.

**Таблица 7 – Дифференциация таежных лиственничных лесов Северо-Востока Европейской России [Кучеров, Чуракова, 2007, 2009; Кучеров, Зверев, 2011]**

Вид	Ярус	Ledo-L.		HVL		RsVL	Aconito-L.		
		sibiricae		emp.	myrt.		typicum	spirae.	typicum
<i>Salix arbuscula</i>	b	3 100		-	-	<b>4 64</b>	-	-	-
<i>S. recurvigemmis</i>	b	75		-	-	55	-	-	-
<i>Rubus saxatilis</i>	c	1 63		-	9	<b>9 82</b>	<b>5 60</b>	<b>7 100</b>	<b>11 100</b>
<i>Carex digitata</i>	c	25		-	-	45	2 80	25	-
<i>Ledum palustre</i>	c	<b>17 100</b>	40		18	1 18	-	-	-
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	c	5 75	4 90		27	-	-	-	-
<i>Lycopodium annotinum</i>	c	13	3 70	2 73		18	-	1 25	25
<i>Polytrichum commune</i>	d	13	4 80	1 45		-	-	1 19	1 25
<i>Melica nutans</i>	c	13	-	-		1 64	<b>6 100</b>	<b>4 81</b>	2 67
<i>Atragene sibirica</i>	c	75	-	-		1 91	4 100	<b>5 81</b>	<b>7 92</b>
<i>Geranium sylvaticum</i>	c	13	20	-		1 36	<b>8 100</b>	<b>10 94</b>	<b>7 92</b>
<i>Equisetum pratense</i>	c	-	-	-		1 18	1 20	2 25	<b>11 100</b>
<i>Rhodiadelphus triquetrus</i>	d	-	1 10	9		1 55	20	<b>9 63</b>	4 67
<i>Spiraea media</i>	b	-	-	-		-	<b>4 80</b>	13	-
<i>Poa tanfiljewii + glauca</i>	c	-	-	-		-	2 60	-	-
<i>Crepis sibirica</i>	c	-	-	-		9	1 80	<b>8 69</b>	17
<i>Paeonia anomala</i>	c	-	-	-		-	2 80	2 44	-
<i>Oxalis acetosella</i>	c	-	-	27		27	<b>16 60</b>	<b>7 88</b>	<b>15 100</b>
<i>Aconitum septentrionale</i>	c	13	-	-		27	3 80	<b>15 88</b>	1 42
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	c	-	-	1 9		9	2 40	2 38	<b>13 100</b>
<i>Rosa majalis</i>	b	-	-	-		-	20	-	1 50
<i>Galium physocarpum</i>	c	-	-	-		-	-	-	1 50
<i>Larix sibirica</i>	a1	<b>36 100</b>	<b>51 100</b>	<b>39 100</b>		<b>49 100</b>	<b>43 100</b>	<b>49 100</b>	<b>56 100</b>
<i>Picea abies</i> s. l.	b	2 63	<b>12 100</b>	<b>16 100</b>		2 73	4 100	<b>8 81</b>	<b>9 100</b>
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	c	<b>43 100</b>	<b>33 90</b>	<b>8 82</b>		<b>40 100</b>	4 100	<b>7 94</b>	<b>35 100</b>
<i>V. myrtillus</i>	c	2 25	<b>9 90</b>	<b>38 100</b>		2 45	1 60	1 44	17
<i>Maianthemum bifolium</i>	c	1 50	20	<b>7 82</b>		2 64	4 60	4 94	<b>9 100</b>
<i>Linnaea borealis</i>	c	2 88	1 40	4 100		2 73	1 20	3 63	<b>18 92</b>
<i>Hylocomium splendens</i>	d	<b>61 100</b>	<b>24 100</b>	<b>44 91</b>		<b>52 100</b>	6 80	<b>21 94</b>	<b>36 100</b>
<i>Pleurozium schreberi</i>	d	<b>17 88</b>	<b>34 100</b>	<b>14 100</b>		<b>29 100</b>	<b>39 100</b>	3 69	<b>7 100</b>
Подзоны тайги		сев	сев	сев, ср		сев	сев, ср	сев, ср	сев
Почвообразующие породы		Г, С?	С, К	С, К, Г		Г, К	К	К, Г, С	С
Экспозиция склона		N	все	все		все	все	все	все
Число описаний		8	10	11		11	5	16	12

Примечания. HVL – Hylocomio-Vaccinio-Laricetum (L.): emp.– empetretosum, myrt. – myrtilletosum; RsVL – Rubo saxatili-Vaccinio-L.; Aconito-L.: spirae. – spiraetosum medii, calam. – calamagrostietosum langsdorffii. Экспозиция: N – северная. Прочее как в Таблицах 3, 6.

в случае их зависимости от климатических факторов, также подтверждаются на видовом уровне [Кучеров, 2015 а]. Если сравнить по *t*-критерию Стьюдента ПП видов в однотипных группах ассоциаций соответственно на силикатных либо на взятых вместе карбонатных и сульфатных породах, у многих видов оказываются высоко достоверные различия. По характеру зависимости от типа породы виды можно объединить в ряд экологических групп, которые рассмотрены на примере объединенной выборки незаболоченных сосняков (Таблица 8).

В сосняках на силикатных породах преобладают растения кислых почв (ацидофиты): *Empetrum hermaphroditum*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Ledum palustre*, *Pleurozium schreberi*, *Cladina arbuscula* s. l.; к этой же группе видов примыкает подрост *Pinus sylvestris* [Кучеров, 2015 а].

В то же время на карбонатных и сульфатных породах крайне малую роль играют кальцефиты, как облигатные, так и факультативные, поскольку карбонаты в основном выщелочены (Таблица 2). В основном это мхи типа *Hymenostylium recurvirostrum* на обнажениях гипса в пинежских астрагалово-толокнянковых сосняках, отчасти также *Thymus serpyllum* s. l., *Lathyrus vernus* (Таблица 8), в сосняках на гипсах – *Dryas octopetala* s. l. [Кучеров, 2015 а].

Вместо кальцефитов в сосняках на известняках и гипсах выделяются другие группы обильных видов. Прежде всего, это олигомезотрофные виды с более широкой экологической амплитудой, чем у олиготрофных доминантов, реагирующие на снижение конкуренции со стороны последних. Так, *Maianthemum bifolium* и *Hylocomium splendens* увеличивают покрытия при снижении ПП соответственно *Vaccinium myrtillus* и *Pleurozium schreberi*. Другая группа, представленная *Larix sibirica*, – это стресс-толерантные виды [Grime, 1979], выдерживающие сульфатную интоксикацию на гипсах. На карбонатных и (особенно) сульфатных породах, более подверженных выветриванию сравнительно с силикатными, возрастание покрытий характерно также для эрозиофилов: *Arctostaphylos uva-ursi*, *Pimpinella saxifraga*, *Calamagrostis epigeios* [Кучеров, 2015 а].

Наконец, в сосняках на известняках и гипсах возрастает ПП видов, требующих более богатых почв: *Populus tremula* в составе древостоя, *Melica nutans*, *Carex digitata*, *Atragene sibirica*, *Rubus saxatilis*, *Geranium sylvaticum*, *Rhytidadelphus triquetrus* (Таблица 8). Почвы на карбонатах и сульфатах богаче мелкоземом (Таблица 2) и лучше аэрируемы [Малков и др., 2001; Шварцман, Болотов, 2008]. Вдобавок карбонатные породы теплее силикатных, что способствует интенсификации биокруговорота [Родин, Базилевич, 1965; Larcher, 1976]. К видам, требующим более теплых почв, на известняках можно отнести *Betula pendula* с бореально-полизональным ареалом, протяженным вплоть до лесостепи [Hultén, Fries, 1986; Кучеров, 2015 а, 2016 б].

Для многих видов наблюдаемые максимумы их покрытий подтверждаются также данными фитоиндикационных шкал для средней полосы Европейской России [Раменский и др., 1956] и/или Средней Европы [Landolt, 1977; Ellenberg et al., 1992] (Таблица 8).

**Таблица 8 – Различия среднего ПП видов в незаболоченных сосняках в зависимости от типа почвообразующей породы [Кучеров, 2015 а]**

Ярус	Вид	ПП, %		<i>t</i>	ЭГ	Фитоиндикация					
		С	К, Г			БР	ВР	RE	NE	RL	NL
	<i>n</i>	658	211			–					
b	<i>Pinus sylvestris</i>	6±0,4	4±0,6	<b>2,54</b>	1	<b>ОМ</b>	M2	–	–	–	2
c	<i>Empetrum hermaphroditum</i>	6±0,5	1±0,2	<b>9,38*</b>	1	<b>О</b>	M2	–	2	<b>2</b>	2
c	<i>Calluna vulgaris</i>	3±0,3	2±0,4	<b>3,35*</b>	1	<b>О</b>	M2	<b>1</b>	1	<b>1</b>	1
c	<i>Ledum palustre</i>	2±0,2	1±0,3	<b>2,05</b>	1	<b>О</b>	ГМ	<b>2</b>	2	–	–
c	<i>Vaccinium myrtillus</i>	17±0,7	11±1,2	<b>4,13*</b>	1	<b>ОМ</b>	M2	<b>2</b>	3	<b>1</b>	2
d	<i>Pleurozium schreberi</i>	35±1,2	26±1,8	<b>4,06*</b>	1	<b>ОМ</b>	M2	<b>2</b>	–	<b>2</b>	1
c	<i>Thymus serpyllum</i> s. 1.	0±0,0	1±0,2	<b>2,95*</b>	2+4	<b>МЭ</b>	M1	5	1	–	–
c	<i>Lathyrus vernus</i>	0,1±0,0	1±0,1	<b>2,92*</b>	2+6	<b>М</b>	M2	<b>8</b>	4	4	3
c	<i>Maianthemum bifolium</i>	1±0,1	2±0,4	<b>3,64*</b>	3	<b>ОМ</b>	M2	<b>3</b>	3	<b>2</b>	2
d	<i>Hylocomium splendens</i>	11±0,8	24±1,9	<b>6,40*</b>	3	<b>ОМ</b>	M2	5	–	<b>2</b>	2
a1	<i>Larix sibirica</i>	1±0,1	4±0,5	<b>5,34*</b>	4	<b>ОМ</b>	M2	–	–	<b>2</b>	2
c	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	0,4±0,1	2±0,5	<b>3,53*</b>	5	<b>О</b>	M1	–	2	3	2
a1	<i>Populus tremula</i>	0,3±0,1	1±0,2	<b>2,38</b>	6	<b>М</b>	M2	–	–	3	3
c	<i>Rubus saxatilis</i>	1±0,1	3±0,3	<b>5,16*</b>	6	<b>М</b>	M2	<b>7</b>	4	3	2
c	<i>Geranium sylvaticum</i> s. 1.	0,1±0,0	1±0,2	<b>3,27*</b>	6	<b>М</b>	M2	<b>6</b>	<b>7</b>	3	<b>4</b>
d	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	0,4±0,1	1±0,3	<b>2,32</b>	6	<b>М</b>	M2	5	–	3	2
a1	<i>Betula pendula</i>	1±0,2	4±0,5	<b>5,14*</b>	7	<b>М</b>	M1	–	–	–	2
a1	<i>Pinus sylvestris</i>	43±0,8	45±1,2	1,68	10	ОМ	M2	–	–	–	2
c	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	17±0,6	19±1,2	1,57	10	ОМ	M2	2	1	2	2

Примечания. В заголовке таблицы: ПП, %: С – на силикатных, К, Г – на карбонатных и сульфатных породах.

Значения *t*-критерия Стьюдента, достоверные на уровне значимости  $\alpha \leq 5\%$ , выделены полужирным шрифтом, при  $\alpha \leq 1\%$  – также звездочкой (\*).

ЭГ – экологические группы: 1 – растения кислых почв, 2 – облигатные либо факультативные кальцефиты, 3 – виды, реагирующие на снижение конкуренции со стороны олиготрофных доминантов, 4 – стресс-толерантные, 5 – эрозофилы, 6 – требующие более богатых и 7 – более теплых почв, 10 – нейтральные. При принадлежности вида более чем к одной ЭГ номера приводятся через «+».

Фитоиндикация: БР и ВР – богатства и влажности почв по Л. Г. Раменскому и др. [1956] и И. А. Цаценкину и др. [1978]: О – олиготроф, ОМ – олигомезотроф, М – мезотроф, МЭ – мезоэвтроф, М1, М2 – мезофит, ГМ – гигромезофит; RE и NE – кислотности и азотного богатства почвы по Х. Элленбергу [Ellenberg et al., 1992], RL и NL – по Э. Ландольту [Landolt, 1977]. Значения индексов, согласующихся с изменениями ПП, выделены полужирным шрифтом.

Ярусы как в Таблице 3. Прочерк (–) – отсутствие данных [Кучеров, 2015 а].

Экологические группы растений холодных почв и облигатных эпилитов (мхов и лишайников) не представлены в выборке незаболоченных сосняков, но играют немалую роль: первые – в лиственничниках на северных склонах карстовых логов, вторые – в подгольцовых лиственничных редколесьях.

К нейтральным видам, безразличным к типу почвообразующей породы, можно отнести *Pinus sylvestris* в составе древостоя, подрост *Picea abies* s. l. и *Vaccinium vitis-idaea* (Таблица 8) [Кучеров, 2015 а].

Во многих широко распространенных типах лесных сообществ, встречающихся на различных почвообразующих породах, наблюдаются достоверные различия ПП видов в зависимости от гранулометрического состава почвы, который в значительной мере обуславливает ее минеральное богатство [Гедройц, 1933; Качинский, 1965, 1970; Казимиров, 1995; Крышень, 2010, 2012; Кучеров, 2015 а]. Набор выделяющихся при этом экологических групп видов будет несколько иным, чем в случае различий между породами, что видно при анализе общей выборки сосняков на минеральных почвах (из которой исключены леса на скалах и на торфе мощностью свыше 50 см), а также выборки травяно-зеленомошных сосняков (Таблица 9).

В группе олиготрофных и олигомезотрофных видов, помимо псаммофитов типа *Carex ericetorum*, выделяются мезо- и гигромезофиты, растущие как на песках, так и на мелкозалежном торфе, типа *Calluna vulgaris* и *Vaccinium uliginosum*, с максимумом ПП на песках, а также болотные оксилофиты типа *Sphagnum angustifolium* с максимумом ПП на суглинках [Кучеров, 2015 а].

Среди мезотрофов выделяется группа видов с широкой экологической амплитудой, растущих на почвах как легкого, так и среднего состава, но избегающих тяжелых (суглинистых) почв. Именно к этой группе относится *Pinus sylvestris* в 1-м ярусе древостоя. На севере Европейской России сосна выступает как олигомезотроф, предпочитающий легкие почвы и достоверно, хотя и незначительно снижающий ПП на суглинках [Кучеров, 2015 а] (Таблица 9). Это соответствует фитоиндикационным характеристикам вида [Раменский и др., 1956; Ellenberg et al., 1992], но противоречит имитационной модели Н. И. Казиминова [1995; Чертов, 1981; Крышень, 2010, 2012], предполагающей оптимальную сомкнутость и производительность сосновых древостоев на суглинках в пределах всего широтного ареала сосны. Данные автора диссертации не соответствуют этой модели как минимум в отношении сомкнутости. В сосняках травяно-зеленомошных, приуроченных к наиболее богатым почвам среднего увлажнения, сосна занимает такие же позиции, что и в общей выборке. Высокопродуктивные сосняки на супесях и тем более суглинках наблюдались автором диссертации лишь в южной тайге и (реже) подтайге, т. е. модель Н. И. Казиминова требует уточнения зональных границ ее применимости. Возможно, супеси в большей степени соответствуют экологическому оптимуму сосны, тогда как на песках выражен ее фитоценотический оптимум. На песках Карелии ель *Picea abies* s. l. в силу поверхностного характера корневой системы может расти лишь при силь-

**Таблица 9 – Различия среднего ПП видов в сосняках на минеральных почвах в зависимости от их гранулометрического состава [Кучеров, 2015 а]**

Ярус	Вид	ПП, %			t			ЭГ	Индексы		
		пес	суп	сугл	t <sub>12</sub>	t <sub>13</sub>	t <sub>23</sub>		BP	RE	NE
<b>Все сосновые леса на минеральных почвах</b>											
	<i>n</i>	921	108	75	–						
b	<i>Pinus sylvestris</i>	6±0,3	4±0,8	1±0,4	<b>2,15</b>	<b>8,24*</b>	<b>2,76*</b>	1b	ОМ	–	–
c	<i>Empetrum nigrum</i> s. l.	4±0,3	2±0,4	0,5±0,2	<b>5,68*</b>	<b>11,89*</b>	<b>2,94*</b>	1b	О	–	<b>2</b>
c	<i>Calluna vulgaris</i>	3±0,2	1±0,4	0,2±0,2	<b>4,55*</b>	<b>8,60*</b>	1,71	1b	О	1	<b>1</b>
c	<i>Vaccinium uliginosum</i>	4±0,3	2±0,4	2±0,6	<b>4,08*</b>	<b>2,15*</b>	0,85	1b	О	1	<b>3</b>
d	<i>Pleurozium schreberi</i>	28±1,0	16±2,0	7±1,1	<b>5,37*</b>	<b>14,65*</b>	<b>4,17*</b>	1b	ОМ	2	–
a1	<i>Pinus sylvestris</i>	43±0,6	42±1,6	37±1,3	0,68	<b>4,39*</b>	<b>2,59</b>	2a	ОМ	–	–
d	<i>Dicranum polysetum</i>	3±0,2	2±0,5	1±0,3	1,80	<b>6,70*</b>	<b>2,79*</b>	2a	ОМ	1	–
a1	<i>Picea abies</i> s. l.	2±0,1	3±0,5	4±0,8	<b>2,75*</b>	<b>3,12*</b>	1,03	2b	М	–	–
c	<i>Oxalis acetosella</i>	0,2±0,1	2±0,8	1±0,4	<b>2,73*</b>	1,79	1,57	2b	М	4	<b>6</b>
c	<i>Solidago virgaurea</i> s. l.	0,2±0,0	1±0,1	0,4±0,1	<b>3,96*</b>	1,84	1,06	2b	М	–	<b>4</b>
a1	<i>Populus tremula</i>	0,1±0,0	1±0,3	2±0,6	1,66	<b>3,40*</b>	<b>2,32</b>	2c	М	–	–
c	<i>Rubus saxatilis</i>	0,3±0,1	3±0,6	2±0,6	<b>4,18*</b>	<b>2,94*</b>	0,71	2c	М	7	<b>4</b>
c	<i>Geranium sylvaticum</i>	0,1±0,0	1±0,2	1±0,4	<b>2,56*</b>	<b>2,17*</b>	0,69	2c	М	6	<b>7</b>
c	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	0,3±0,1	3±0,7	4±1,2	<b>3,05*</b>	<b>2,75*</b>	0,70	3	ОМ	4	<b>5</b>
c	<i>Convallaria majalis</i>	0,1±0,0	1±0,3	1±0,6	<b>2,67*</b>	<b>1,98</b>	0,71	3	М	–	<b>4</b>
c	<i>Maianthemum bifolium</i>	1±0,1	3±0,5	2±0,6	<b>4,15*</b>	<b>3,28*</b>	0,29	3	ОМ	3	<b>3</b>
c	<i>Carex globularis</i>	2±0,2	2±0,6	4±0,8	0,26	<b>2,06</b>	1,91	1c	ОМ	–	–
c	<i>Chamaedaphne calyculata</i>	2±0,2	1±0,3	4±0,9	1,69	<b>2,53</b>	<b>3,09*</b>	1c	О	3	<b>2</b>
d	<i>Sphagnum angustifolium</i>	9±0,7	5±1,5	24±3,8	<b>2,08</b>	<b>3,76*</b>	<b>4,41*</b>	1c	О	2	–
c	<i>Equisetum sylvaticum</i>	0,5±0,1	3±0,9	7±2,0	<b>2,90*</b>	<b>3,44*</b>	<b>2,02</b>	2d	М	5	<b>4</b>
d	<i>Sphagnum girgensohnii</i>	2±0,3	6±1,7	8±2,3	<b>2,30</b>	<b>2,80*</b>	0,89	2d	М	1	–
c	<i>Equisetum fluviatile</i>	0,3±0,1	1±0,3	2±0,9	1,27	<b>2,04*</b>	1,59	4b	МЭ	–	<b>5</b>
b	<i>Picea abies</i> s. l.	5±0,3	6±0,8	5±0,7	0,90	0,07	0,77	5	М	–	–
c	<i>Vaccinium myrtillus</i>	14±0,6	17±1,6	12±2,0	1,42	0,90	1,68	5	ОМ	2	<b>3</b>
d	<i>Hylocomium splendens</i>	10±0,6	14±2,0	10±2,3	1,77	0,02	1,18	5	ОМ	5	–
<b>Сосняки травяно-зеленомошные (избранные ЭГ)</b>											
	<i>n</i>	170	31	17	–						
c	<i>Calamagrostis epigeios</i>	1±0,5	0±0,0	0,2±0,1	<b>2,43*</b>	1,20	1,75	4c	МЭ	–	–
a+b	<i>Sorbus aucuparia</i> s. l.	1±0,4	3±0,7	6±1,6	1,90	<b>4,15*</b>	<b>2,23</b>	2c	М	4	–
c	<i>Rubus saxatilis</i>	3±0,6	6±1,6	9±2,0	1,91	<b>3,84*</b>	0,98	2c	М	7	<b>4</b>
c	<i>Brachypodium pinnatum</i>	0±0,0	1±0,8	5±2,9	1,61	<b>2,92*</b>	1,39	4a	М	7	<b>4</b>
c	<i>Geranium sylvaticum</i>	1±0,2	1±0,4	4±1,4	0,75	<b>3,33*</b>	<b>2,15*</b>	4a	М	6	<b>7</b>
c	<i>Lathyrus vernus</i>	0,4±0,2	1±0,4	3±1,4	0,40	<b>3,17*</b>	<b>2,23</b>	4a	М	8	<b>4</b>
c	<i>Angelica sylvestris</i>	0,02±0,0	0,2±0,1	1±0,6	1,48	<b>2,82*</b>	1,77	4a	МЭ	–	<b>4</b>

Примечания. В заголовке таблицы: ПП, %: пес – на песках, суп – на супесях, сугл – на суглинках и глинах. Значения t-критерия Стьюдента: t<sub>12</sub> – для различий между выборками на песках и на супесях, t<sub>13</sub> – на песках и на суглинках, t<sub>23</sub> – на супесях и на суглинках. ЭГ: 1 – олиготрофы и олигомезотрофы: 1а –

ной завалуненности либо в защищенных от ветра ложбинах стока, иначе она уступает место сосне. Но уже на супесях сосну вытесняет ель [Кучеров, 2015 а], хотя и тогда отдельные старые сосны (а восточнее – лиственницы) продолжают играть в древостое ельника роль структурного «каркаса» [Крышень, 2010, 2012].

В числе мезотрофов выделяются также виды с максимумом ПП на супесчаных почвах (тип *Picea abies* s. l. и *Oxalis acetosella*) либо на супесях и суглинках (тип *Rubus saxatilis*). Отдельную группу представляют олигомезотрофы и мезотрофы, реагирующие возрастом ПП на снижение уровня конкуренции со стороны олиготрофных доминантов: *Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis*, *Maianthemum bifolium* и др. Особо следует упомянуть мезотрофные виды с оптимумом на суглинках и глинах в силу их повышенной влажности (тип *Equisetum sylvaticum*) (Таблица 9) [Кучеров, 2015 а].

У мезоэвтрофов и мезотрофов с повышенными требованиями к минеральному богатству почвы выражен максимум покрытия на суглинках. От «типичных» растений тяжелых богатых почв (тип *Lathyrus vernus* и *Rhodobryum roseum* в сосняках травяно-зеленомошных) следует отличать мезоэвтрофные виды переувлажненных почв типа *Deschampsia cespitosa* или (в предельном случае) *Equisetum fluviatile*. Встречаются, однако, и мезоэвтрофы-псаммофиты, подобные *Calamagrostis epigeios* или *Pulsatilla patens* в сосняках костянично-брусничных на подстилаемых гипсами водно-ледниковых песках долины Кулоя [Кучеров, 2013 а, 2015 а] (Таблица 9).

К нейтральным видам с широкой экологической амплитудой по градиенту гранулометрического состава почвы можно отнести *Vaccinium myrtillus*, *Hylocomium splendens* и др. [Кучеров, 2015 а].

Лиственничники сравнительно с сосняками характеризуются меньшей значимостью доминантов-ацидофитов (и, соответственно, видов, реагирующих на снижение уровня конкуренции со стороны последних на карбонатах и сульфатах). Виды с сопоставимыми значениями ПП на песках и супесях, избегающие тяжелых почв, представлены лишь *Carex digitata* и подростом *Betula pendula*. Наибольшее число видов (не считая нейтральных) относится к мезотрофам с

мезофиты песчаных почв; 1b – мезо- и гигромезофиты, растущие и на песках, и на торфе; 1с – оксилофиты; 2 – мезотрофы: 2а – растущие на почвах легкого и среднего гранулометрического состава, но избегающие тяжелых почв; 2b – с оптимумом на почвах среднего состава; 2с – с оптимумом на супесях и суглинках вследствие их большего богатства; 2d – с оптимумом на суглинках и глинах вследствие тяготения к переувлажненным почвам; 3 – олигомезотрофы и мезотрофы, реагирующие на ослабление конкуренции со стороны олиготрофных доминантов; 4 – мезоэвтрофы и мезотрофы с повышенными требованиями к минеральному богатству почвы: 4а – «типичные» растения тяжелых богатых почв; 4b – мезоэвтрофы переувлажненных почв; 4с – мезоэвтрофы-псаммофиты; 5 – нейтральные виды [Кучеров, 2015 а]. Прочие обозначения как в Таблице 8.

максимумом ПП, выраженным на супесях либо на супесях и суглинках. Это отражает преимущественную приуроченность сообществ лиственничников к верхним транзитным позициям катен.

Наличие скальных обнажений усложняет картину распределения видов по градиенту гранулометрического состава почвы, приводя к их (видов) перераспределению, в каждом случае различному в зависимости от химических и физических свойств горной породы.

В заболоченных сосняках выделяются виды, тяготеющие как к мелким торфяным залежам, причем с учетом специфики подстилающих их минеральных горизонтов почвы, так и к глубоким торфам (типичные оксилофиты омбротрофных болот).

В разных формациях либо группах ассоциаций один и тот же вид может относиться к разным (хотя, обычно, близким) экологическим группам по своей реакции на тип почвообразующей породы либо на гранулометрический состав почвы [Кучеров, 2015 а].

## **Глава 7. Внутриландшафтная приуроченность экстразональных типов растительных сообществ (на примере сосновых лесов)**

Отдельный вопрос представляет собой внутриландшафтная приуроченность экстразональных сообществ сосновых лесов (прежде всего, в средней тайге), которая может быть различной.

Северотаежные сосняки воронично-брусничные (*Empetro-Vaccinio-P.*) и воронично-черничные (*Empetro-Myrtillo-P.*) в средней тайге Южной Карелии встречаются в верхней части северных склонов озон и сельг в соответствии с «правилом предварения»: **если в какой-то части ареала вида или сообщества климат начинает меняться, вид или сообщество перемещается на местообитания, компенсирующие это изменение климата** [Walter, 1927, 1964, 1968, 1977; Вальтер, Алехин, 1936; Алехин, 1951]. Однако леса этих же типов встречаются и по берегам лесных озер в межсельговых и межозовых понижениях, в этом случае следуя уже «закону выравнивания среды»: **у границ ареалов виды или сообщества предпочитают местообитания со сглаженными амплитудами лимитирующих факторов, стремясь избежать резких перепадов их значений** [Бей-Биенко, 1966; Чернов, 1975; Матвеева, 1998]. Охлаждающее влияние водоема, нивелирующее температурные колебания в летние месяцы, еще более усиливается благодаря «котловинному эффекту» [Кучеров, 2013 д]. Еще более демонстративно «закону выравнивания среды» следуют ельники кисличные, зональные в южной тайге, но в средней тайге Карелии и Архангельской обл. «перемещающиеся» не только на южные склоны, но и в долины лесных ручьев [Кучеров, 2003, 2010].

К сообществам, не подчиняющимся ни «правилу предварения», ни «закону выравнивания среды» относятся преимущественно южнотаежные сосняки вейниково-черничные (*Myrtillo-P. calamagrostietosum*) и вейниковые (*Calamagrostio arundinaceae-P.*), в Южной Карелии встречающиеся с сопоставимой частотой на

**Таблица 10 – Дифференциация черничных и вейниковых сосняков средней тайги Европейской России [Кучеров и др., 2007 б; Кучеров, 2013 а, 2013 б, 2014]**

Вид	Ярус	Myrtillo-Pinetum				Calamagrostio-Pinetum			
		typicum		calamagr.		rub.sax.		cotoneaster.	
<i>Lycopodium annotinum</i>	c	1	51	1	43	28		-	
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	d	2	41	3	48	13		9	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	c	<b>35</b>	<b>99</b>	<b>34</b>	<b>100</b>	<b>20</b>	<b>97</b>	2	45
<i>Maianthemum bifolium</i>	c	2	63	<b>5</b>	<b>67</b>	<b>8</b>	<b>94</b>	27	
<i>Dicranum polysetum</i>	d	<b>6</b>	<b>69</b>	<b>7</b>	<b>80</b>	3	63	45	
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	c		19	<b>6</b>	<b>83</b>	<b>20</b>	<b>97</b>	<b>14</b>	<b>100</b>
<i>Rubus saxatilis</i>	c		19	3	83	<b>8</b>	<b>94</b>	<b>9</b>	<b>100</b>
<i>Convallaria majalis</i>	c		7	2	63	<b>6</b>	<b>69</b>	<b>13</b>	<b>100</b>
<i>Geranium sylvaticum</i>	c		4		30	2	59	<b>7</b>	<b>91</b>
<i>Melica nutans</i>	c		6		20	1	44	2	73
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	d		12	1	46	5	56	2	73
<i>Lathyrus vernus</i>	c		1		9	2	44	4	100
<i>Angelica sylvestris</i>	c		-		13	1	56	1	55
<i>Fragaria vesca</i>	d		-		-		38	1	73
<i>Brachypodium pinnatum</i>	d		-		-	6	25	<b>9</b>	<b>36</b>
<i>Cotoneaster melanocarpus</i>	b		-		-		-	2	91
<i>Rosa majalis</i>	b		-		9		6	4	73
<i>Galium boreale</i>	c		-		-		13	2	91
<i>Pimpinella saxifraga</i>			-		-		6		73
<i>Pinus sylvestris</i>	a1	<b>53</b>	<b>99</b>	<b>50</b>	<b>100</b>	<b>42</b>	<b>100</b>	<b>37</b>	<b>100</b>
<i>Picea abies</i> s. 1.	b	<b>15</b>	<b>93</b>	<b>10</b>	<b>93</b>	7	84	1	55
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	c	<b>13</b>	<b>100</b>	<b>12</b>	<b>100</b>	6	100	<b>13</b>	<b>100</b>
<i>Linnaea borealis</i>	c	2	66	3	59	2	38	3	64
<i>Luzula pilosa</i>	c		65		85		84		55
<i>Solidago virgaurea</i> s. 1.	c		46	1	63	2	84	1	91
<i>Pleurozium schreberi</i>	d	<b>39</b>	<b>97</b>	<b>30</b>	<b>98</b>	<b>17</b>	<b>88</b>	<b>42</b>	<b>100</b>
<i>Hylocomium splendens</i>	d	<b>29</b>	<b>91</b>	<b>39</b>	<b>98</b>	<b>8</b>	<b>66</b>	<b>26</b>	<b>100</b>
Почвообразующие породы		С		С, К, Г		К, С		К	
Экспозиция склона		все		все		все		все	
Число описаний		46		67		32		11	

Примечания. Myrtillo-Pinetum: calamagr. – calamagrostietosum arundinaceae; Calamagrostio arundinaceae-Pinetum: rub.sax. – rubetosum saxatili, cotoneaster. – cotoneasteretosum melanocarp. Прочее как в Таблицах 3, 6.

склонах всех экспозиций. Для их доминантов и детерминантов не выявлено никаких значимых зависимостей от климатических факторов [Кучеров, 2013 в]. Высокая встречаемость данных типов сообществ в Южной Карелии обусловлена богатством почвообразующих пород (от габбро-диабазов до доломитов), в слу-

чае сосняков вейниковых – также плодородием почв, супесчаных либо суглинистых [Морозова, 1991; Кучеров, 2013 а, 2013 б, 2013 д, 2014, 2015 а].

Среди детерминантов сосняков вейниково-черничных (Таблица 10) преобладают мезотрофы (*Carex digitata*, *Rubus saxatilis*), в том числе с повышенными требованиями к минеральному богатству почвы: *Melica nutans*, *Geranium sylvaticum*, *Lathyrus vernus*, *Rhytidadelphus triquetrus* [Кучеров, 2013 б]. ПП этих видов в сообществах на доломитах достоверно выше сравнительно с таковым на силикатах (Таблица 8) [Кучеров, 2015 а].

В числе детерминантов сосняков костянично-вейниковых (*Calamagrostio arundinaceae-P. rubetosum saxatili*; Таблица 10) наряду с мезотрофами (*Brachypodium pinnatum*, *Viola riviniana*, *Pyrola rotundifolia*, *Sciuro-hypnum curtum*) представлены мезоэвтрофы (*Padus avium*, *Lonicera xylosteum*, *Dryopteris carthusiana*, *Milium effusum*, *Rhodobryum roseum*, *Plagiomnium medium*). ПП *Brachypodium pinnatum* достоверно максимально на суглинках (Таблица 9) [Кучеров, 2015 а].

Другая субассоциация сосняков вейниковых (*cotoneasteretosum melanocarpi*; Таблица 10) строго приурочена к обнажениям доломитов [Кучеров, 2013 а]. В Южной Фенноскандии ее сменяют другие типы сосняков на известняках [Jalas, 1950; Kujala, 1961; Vjørndalen, 1980 а; Pålsson, 1994], также не подчиняющиеся «правилу предварения» в своей внутриландшафтной приуроченности.

Минеральным богатством почв (и, более того, приуроченностью к известнякам) ограничены в своем распространении на северо-восток *Pinus sylvestris* и формируемые ею леса в восточносибирских регионах с резко континентальным климатом [Сукачев, 1912; Щербаков, 1975]. В литературе известны примеры сообществ других классов формаций – например, широколиственных лесов на северном пределе ареала на Северо-Западе России, – чье продвижение на север на водоразделах также ограничено не климатическими факторами, а богатством почв, прежде всего, азотом [Василевич, Бибилова, 2001, 2002].

Из сказанного можно сделать обобщающий вывод. **Внутриландшафтная приуроченность и границы широтного распространения экстразональных сообществ подчиняются действию закона лимитирующего, т. е. находящегося в минимуме [Liebig, 1840] либо максимуме [Shelford, 1913], фактора внешней среды, в его (закона) расширении для сообществ в целом [Thiennemann, 1926]. Закон действует в одном из своих проявлений, будь то «правило предварения», «закон выравнивания среды» или иные закономерности, в зависимости от конкретного вида воздействия условий внешней среды на виды растений, формирующие эти сообщества [Кучеров, 2013 д].**

## Выводы

1. Светлохвойные (сосновые и лиственничные) леса на территории средней и северной тайги Европейской России характеризуются высоким уровнем эколого-ценотического разнообразия, что обусловлено разнообразием климатиче-

ских и топоэдафических условий в пределах изучаемой территории. С помощью метода доминантно-флористической классификации растительности выделен 71 синтаксон светлохвойных лесов в ранге от ассоциации до варианта. Из них на сосняки приходится 51, на лиственничные леса и редколесья – 20 синтаксонов. Сосняки представлены 21 ассоциацией с 27 субассоциациями и 26 вариантами; для лиственничников аналогичные значения составляют 8, 16 и 3.

Выявленное число синтаксонов на порядок меньше по сравнению с установленными методами школы В. Н. Сукачева, но втрое больше аналогичного числа, установленного методами школы И. Браун-Бланке.

2. Ассоциации и субассоциации сосняков и лиственничников обычно выделяются по зонально-климатическому (широтному) принципу. Исключения составляют синтаксоны, приуроченные к обнажениям горных пород того или иного химического состава. Таковы сосняки лишайниковые, воронично-лишайниковые, воронично-черничные и черничные сфагново-зеленомошные скальные на выходах силикатных пород, чабрецово-толокнянковые и вейниковые (кизильниковой субассоциации), а также реликтовые аконитовые лиственничники на обнажениях известняков и доломитов, сосновые и лиственничные леса костянично-брусничного цикла ассоциаций на сульфатном карсте.

Другую группу исключений образуют болотно-ключевые сосняки на выходах минерализованных грунтовых вод.

В заболоченных лесах субассоциации могут также сменять друг друга при нарастании мощности торфа, как в сосняках багульниковых, либо при изменении режима проточности, как в сосняках вахтовых и хвощовых сфагновых. Варианты ассоциаций сменяют друг друга в тех же случаях, что и субассоциации, либо по градиенту океаничности / континентальности климата.

3. В числе синтаксонов сосновых лесов широко распространенные евросибирские типы сообществ сочетаются с европейскими, в том числе с имеющими узкий ареал фенноскандскими и двино-печорскими. Среди лиственничных редколесий преобладают уральские типы сообществ, среди таежных лиственничных лесов – локально распространенные двино-печорские, в том числе эндемичные.

4. Северная полоса подзоны северной тайги («крайнесеверная тайга») в Европейской России характеризуется рядом синтаксонов, свойственных только ей или ее высотным аналогам, и должна рассматриваться в качестве особого широтного выдела.

5. Закономерности распространения синтаксонов сосняков и лиственничников в зависимости от климатических и топоэдафических факторов подтверждаются на уровне видов, слагающих эти сообщества, и во многом определяются распределением последних по градиентам соответствующих факторов.

6. Наиболее сильные негативные зависимости от факторов теплообеспеченности лета в сосняках средней и северной тайги наблюдаются у гипоарктических и арктобореальных субгекистотермов, особенно близ южных границ их ареалов. Столь же сильные позитивные связи с этими факторами проявляет

*Pinus sylvestris* в составе древостоя, чем подтверждается известный факт снижения сомкнутости лесов с увеличением географической широты.

7. Позитивные связи с факторами теплообеспеченности у бореальных микротермов из состава «свиты» ели в большинстве случаев носят умеренный характер, равно как и зависимости видов от факторов океаничности / континентальности климата. Последнее объясняется как небольшой амплитудой значений самих этих факторов в пределах региона, так и спецификой формации сосновых лесов, основную роль в составе которой, в отличие от ельников, играют не климатические, а топоэдафические климаксы и субклимаксы.

8. В условиях эколого-ценотического оптимума большинство видов растений нейтрально в отношении климатических факторов, что подтверждает вывод, сделанный ранее Л. Г. Раменским в отношении топоэдафических факторов.

9. В отличие от светлохвойных лесов на силикатных породах, которым свойственно доминирование видов-ацидофитов, флористическая и синтаксономическая специфика лесов на карбонатных или сульфатных породах обусловлена не преобладанием облигатных либо факультативных кальцефитов, но иными причинами. В их числе – снижение уровня напряженности конкуренции со стороны ацидофитов, за счет чего возрастает роль видов с более широкой экологической амплитудой, тяготение части мезотрофных видов к почвам повышенного минерального богатства, эрозиофильность либо (на сульфатном карсте) стресс-толерантность видов.

10. Сосну обыкновенную на Европейском Севере следует отнести к олиго-мезотрофам, что противоречит имитационной модели Н. И. Казимира [1995].

11. Экстразональные сообщества сосновых лесов в своем внутриландшафтном распределении подчиняются действию закона лимитирующего фактора, частными случаями которого выступают «правило предварения» и «закон выравнивания среды».

## **Основные работы, опубликованные по теме диссертации**

### **Журналы из основного списка WoS**

*Кучеров И. Б.* О принципе дополнительности в геоботанике: Методологические предпосылки возникновения комплементарных подходов к изучению растительности // Журн. общей биологии. 1995. Т. 56. № 4. С. 486–505.

*Кучеров И. Б.* Географическая изменчивость ценотической приуроченности растений и ее причины (на примере лесов Европейского Севера) // Журн. общей биологии. 2003. Т. 64. № 6. С. 478–498.

*Кучеров И. Б., Загидуллина А. Т.* Самовосстановление растительных сообществ: примеры, механизмы, подходы к описанию // Журн. общей биологии. 2001. Т. 62. № 5. С. 410–424.

*Kucherov I. B., Daniëls F. J. A.* Vegetation of the classes *Carici-Kobresietea* and *Cleistogenetea squarrosae* in Central Chukotka // *Phytocoenologia*. 2005. Vol. 35. N 4: Classification and Mapping of Arctic Vegetation. P. 1019–1066.

(В первой и четвертой работах освещаются методические вопросы.)

**Журналы, включенные в Перечень ВАК РФ** (на момент публикации)

*Абрамова Л. А., Римская-Корсакова Н. Н., Сухова Д. В., Полева С. В., Шипунов А. Б., Кучеров И. Б., Чепинога В. В., Головина Е. О.* Флористические находки в Топозерском флористическом районе Карелии (Karelia Keretina) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108. Вып. 3. С. 79–81.

*Берлина Н. Г., Костина В. А., Кучеров И. Б., Чепинога В. В.* Новые дополнения к флоре Лапландского биосферного заповедника (Мурманская обл.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 6. С. 57–59.

*Кучеров И. Б.* Новый вид мятлика с предгорий Северного Урала // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 11. С. 132–134.

*Кучеров И. Б.* Травяно-зеленомошные мезофильные сосняки средней и северной тайги Европейской России // Бот. журн. 2013 а. Т. 98. № 9. С. 1108–1129.

*Кучеров И. Б.* Типы изменений проективного покрытия растений приземных ярусов в сосняках средней и северной тайги Европейской России по градиентам климатических факторов // Тр. КарНЦ РАН. Сер. Экологические исследования. 2013 в. № 6. С. 38–51.

*Кучеров И. Б.* Зеленомошные (черничные) сосняки средней и северной тайги Европейской России: обзор ценотического разнообразия // Тр. КарНЦ РАН. Сер. Биогеогр. 2014. № 2. С. 14–26.

*Кучеров И. Б.* Зависимость состава и обилия видов растений от типа почвообразующей породы и механического состава почв в сосняках средней и северной тайги Европейской России // Тр. КарНЦ РАН. Сер. Биогеогр. 2015 а. № 6. С. 3–18.

*Кучеров И. Б.* Изменчивость эколого-ценотической приуроченности *Molinia caerulea* (Poaceae) // Бот. журн. 2017. Т. 102. № 11. С. 1475–1503.

*Кучеров И. Б., Головина Е. О., Гимельбрант Д. Е., Чепинога В. В.* Лишайниковые и лишайниково-зеленомошные сосновые леса и редколесья Керетского Беломорья // Вестн. СПбГУ. Сер. 3: Биол. 2010 а. № 1. С. 44–54.

*Кучеров И. Б., Головина Е. О., Чепинога В. В.* Материалы по истории флоры Керетского архипелага // Вестник СПбГУ. 2005. Сер. 3. Вып. 3. № 3. С. 32–45.

*Кучеров И. Б., Зверев А. А.* Лиственничные леса северо-востока Европейской России. I. Предтундровые и подгольцовые редколесья // Вестн. Томского гос. ун-та. Биология. 2010. Т. 11. № 3. С. 81–109.

*Кучеров И. Б., Зверев А. А.* Лиственничные леса северо-востока Европейской России. II. Средне- и северотаежные леса // Вестн. Томского гос. ун-та. Биология. 2011. Т. 13. № 1. С. 28–50.

*Кучеров И. Б., Зверев А. А.* Лишайниковые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2012. Т. 19. № 3. С. 46–80.

*Кучеров И. Б., Зверев А. А.* Широкая географическая структура ценофлор светлохвойных лесов севера Европейской России: анализ с учетом доминирования видов // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2014. Т. 26. № 2. С. 53–73.

*Кучеров И. Б., Кутенков С. А.* Травяно-сфагновые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Бот. журн. 2011. Т. 96. № 6. С. 733–763.

*Кучеров И. Б., Кутенков С. А.* Кустарничковые сфагново-зеленомошные и сфагновые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Тр. КарНЦ

РАН. Сер. Биогеогр. 2012. № 1. С. 16–32.

*Кучеров И. Б., Кутенков С. А., Максимов А. И., Максимова Т. А.* Заболоченные сосновые леса заповедника «Кивач» (Карелия) // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 4. С. 615–637.

*Кучеров И. Б., Кутенков С. А., Максимов А. И., Максимова Т. А., Гимельбрант Д. Е.* Незаболоченные сосновые леса заповедника «Кивач» (Карелия) // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 10. С. 1515–1535.

*Кучеров И. Б., Пучнина Л. В., Разумовская А. В.* Новые и редкие виды флоры сосудистых растений Архангельской области // Бот. журн. 2009 б. Т. 94. № 2. С. 136–142.

*Кучеров И. Б., Разумовская А. В., Чуракова Е. Ю.* Еловые леса национального парка «Кенозерский» (Архангельская область) // Бот. журн. 2010 б. Т. 95. № 9. С. 1268–1301.

*Кучеров И. Б., Сенников А. Н.* Новые дополнения и уточнения к флоре заповедника «Кивач» (Карелия) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104. Вып. 2. С. 44–45.

*Кучеров И. Б., Тарасевич В. Ф., Михайлова Е. Р.* Растительность, климат и культурная флора севера Псковской области в конце I тысячелетия н. э. по данным спорово-пыльцевого анализа // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 26–45.

*Кучеров И. Б., Улле З. Г., Безгодов А. Г., Сенников А. Н.* Флористические находки в верховьях р. Печоры (Печоро-Илычский заповедник) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 2. С. 98–112.

*Кучеров И. Б., Чуракова Е. Ю.* Сравнительная характеристика сосновых и лиственничных лесов карстовых ландшафтов средней Пинеги (Архангельская обл.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114. № 6. С. 24–36.

*Максимов А. И., Максимова Т. А., Кучеров И. Б.* Дополнения к флоре листостебельных мхов заповедника «Кивач» (Карелия). II // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 12. С. 1897–1901.

### **Монографии**

*Кекишева Ю. Е., Наквасина Е. Н., Кучеров И. Б.* Еловые леса средней тайги: геоботанический аспект. Архангельск: САФУ, 2017. 137 с.

*Кучеров И. Б., Милевская С. Н., Тихомиров А. А.* Сосудистые растения заповедника «Кивач» (Аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. Вып. 84. М.: ИПЭЭ РАН, 2000. 108 с.

*Разумовская А. В., Кучеров И. Б., Пучнина Л. В.* Сосудистые растения национального парка «Кенозерский» (Аннотированный список видов). Северодвинск: ЗАО «Партнер НП», 2012. 162 с.

(В обеих флорах даны подробные аннотации ценотической приуроченности всех видов растений с оценкой их встречаемости по типам сообществ.)

### **Прочие значимые работы**

*Кучеров И. Б.* Проблема консерватизма видового состава растительных сообществ // Тр. КарНЦ РАН. Сер. Биогеогр. 2010. Вып. 10. С. 3–15.

*Кучеров И. Б.* Еловые леса верховий р. Кулой // Современные проблемы притундровых лесов: Мат. Всероссийск. конф. с международн. участием (Архангельск, 4–9 сентября 2012 г.). Архангельск: САФУ, 2012. С. 162–172.

*Кучеров И. Б.* Лишайниково-зеленомошные и зеленомошные сосняки средней и северной тайги Европейской России // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2013 б. Вып. 61. С. 159–217.

*Кучеров И. Б.* Экстразональные типы сосновых лесов на территории заповедника «Кивач» // Тр. гос. природн. заповедника «Кивач». Петрозаводск, 2013 д. Вып. 6. С. 54–71.

*Кучеров И. Б.* Линейная зависимость состава и обилия видов растений от климатических факторов в ельниках средней и северной тайги Европейской России // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2015 б. Т. IX. № 4. С. 6–26.

*Кучеров И. Б.* О подразделении типов ареалов полизональных и плюрирегиональных видов для целей сопряженного анализа флор сосудистых растений, мохообразных и лишайников // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2016 б. Вып. 64. С. 138–197.

*Кучеров И. Б., Головина Е. О., Чепинога В. В., Гимельбрант Д. Е., Максимов А. И., Максимова Т. А.* Сосновые леса и редколесья Карельского берега Белого моря (Республика Карелия) // Тр. КарНЦ РАН. Сер. Биogeogr. 2009 а. № 4. С. 30–52.

*Кучеров И. Б., Филимонова Л. В., Кутенков С. А., Максимов А. И., Максимова Т. А.* Географическая структура лесных ценофлор заповедника «Кивач» // Тр. КарНЦ РАН. Петрозаводск, 2006. Вып. 10: Природа государственного заповедника «Кивач». С. 71–84.

*Кучеров И. Б., Чепинога В. В.* Анализ парциальных флор и высотная поясность в горном массиве Сальные тундры (Лапландский заповедник) // Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А. И. Толмачева. Сыктывкар: ИБ КомиНЦ УрО РАН, 2004. С. 84–95.

*Кучеров И. Б., Чуракова Е. Ю.* Редкостойные сосновые и лиственничные леса на гипсовых обнажениях средней Пинеги // Биоразнообразие, охрана и рациональное использование растительных ресурсов Севера: Мат. XI Перфильевских науч. чтений. Архангельск: АГТУ, 2007. Ч. 1. С. 218–225.

*Kucherov I. B.* Chorological pattern in the *Aconito-Piceetum* in middle and northern taiga of European Russia // Abhandl. Westfälisch. Museum für Naturkunde. 2008. Hf 3/4: Aspekte der Geobotanik – From Local to Global. P. 313–324.